

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

Л. В. СОКОЛОВ

ФИЛОПАТРИЯ И ДИСПЕРСИЯ ПТИЦ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА, ТОМ 230
Выпускаются с 1932 года

Л. В. СОКОЛОВ

ФИЛОПАТРИЯ И ДИСПЕРСИЯ ПТИЦ

Под редакцией В. А. Паевского

ЛЕНИНГРАД

1991

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE
VOL. 230

L. V. SOKOLOV
PHILOPATRY AND DISPERSAL OF BIRDS

Edited by *V. A. Payevsky*

Главный редактор
директор Зоологического института АН СССР
О. А. Скарлато

Редакционная коллегия:

Я. И. Старобогатов (редактор серии), *Ю. С. Балашов*, *Л. Я. Боркин*,
И. С. Даревский, *В. А. Заславский*, *И. М. Кержнер*, *М. Г. Петрушевская*,
В. А. Тряпицын, *И. М. Фокин*, *В. В. Хлебович* (зам. редактора),
С. Я. Цалолихин

Рецензенты:

Р. Л. Потапов, *Г. А. Носков*

На обложке — серый журавль (*рисунок Л. В. Соколова*)

ВВЕДЕНИЕ

Большинство позвоночных животных, несмотря на превосходно развитую способность к передвижению, предпочитает жить в постоянных местах обитания. Даже у таких подвижных организмов, как проходные рыбы, морские черепахи, мигрирующие птицы и млекопитающие (летучие мыши, киты, некоторые копытные), которые совершают дальние сезонные перемещения, наблюдается удивительное постоянство мест обитания [176]. В отличие от оседлых таким животным необходимо иметь не только прочные территориальные связи с разными районами обитания (размножения, зимовки, линьки и т. п.), часто удаленными друг от друга на тысячи километров, но и обладать совершенными механизмами миграции и навигации, обеспечивающими их возвращение. Мигрирующие животные, способные преодолевать огромные расстояния, в своем большинстве не стали номадами (постоянно меняющими места обитания), а, наоборот, развили и усовершенствовали способность к хомингу («чувство дома»). Это особое чувство, которым обладают самые разные организмы, от насекомых до приматов. Оно имеет инстинктивную основу и проявляется в стремлении особи вернуться «домой» — в знакомое ей место — после временного отсутствия.

Верность животных постоянной территории приводит к формированию у них в процессе эволюции популяций, тонко адаптированных к внешним условиям среды. Природа этих популяций, их размеры, структура и постоянство не могут быть выяснены без исследования таких явлений, как филопатрия и дисперсия. Майр писал в одной из своих книг [79], что «чувство дома» у птиц в сочетании с их территориальностью резко ограничивает расселение особей и облегчает процесс видообразования. Вероятно, если бы животные не обладали стремлением жить на постоянной территории, проявляя ей верность, картина существования их на Земле была бы иной.

Территориальные связи, образующиеся у перелетных птиц в разных частях земного шара, в значительной степени определяют протяженность и направленность их ежегодных миграций, поэтому их изучение имеет важное значение для развития общей теории миграций птиц. В то же время изучение механизма образования связи с территорией у перелетных птиц необходимо для понимания сложных механизмов ориентации и навигации животных в пространстве, над расшифровкой которых вот уже более полувека бьются

многие ученые, не только орнитологи, но и физиологи, биофизики, физики, инженеры и др.

Изучение территориальных связей у птиц имеет и практическое значение. Можно выделить два наиболее существенных пути приложения этих знаний. Во-первых, переселение, акклиматизация и реакклиматизация животных. Без знания времени и механизма образования территориальных связей у животных, в частности птиц, переселение и последующая акклиматизация их не может быть успешной. Практика заселения лесонасаждений полезными птицами, интенсивно проводившаяся в нашей стране в 50-е годы, показала, что без теоретической разработки проблемы территориальных связей эти мероприятия становятся мало эффективными [56]. Во-вторых, в связи с проблемой охраны дикой природы возникает необходимость не только сохранять ныне живущие на планете виды животных, но и активно помогать в воспроизводстве тем видам, которые находятся на грани исчезновения. В настоящее время во многих странах мира уже созданы специальные службы по охране и воспроизводству дикой природы. Например, в Канаде, США, СССР, Швеции, Англии, ФРГ орнитологические службы занимаются искусственным выращиванием и расселением наиболее редких видов птиц — журавлей, орланов, беркутов, сапсанов, филинов и других. При этом выясняется, что эти работы дают положительный эффект только в том случае, если были учтены сроки и возраст, в котором у этих птиц формируются территориальные связи с районом будущего гнездования [502, 583].

В данной книге автор, который около 20 лет занимается изучением территориальных связей у перелетных птиц, постарался изложить современный взгляд на одну из самых интереснейших проблем орнитологии — проблему верности птиц территории. В книге анализируются не только оригинальные данные, полученные автором и сотрудниками биологической станции Зоологического института АН СССР, расположенной на Куршской косе Балтийского моря, но и многочисленные данные мировой литературы. Автор благодарит всех сотрудников биостации и Зоологического института, которые принимали участие в получении анализируемого в книге материала, а также тех, кто ознакомился с рукописью книги и сделал ряд критических и ценных замечаний.

Глава 1

ВЕРНОСТЬ ПТИЦ РОДИНЕ

1.1. Терминология

Возвращение перелетных птиц после зимовки в район рождения в англоязычной литературе принято называть «филопатрией» (от греч. *philopatry* — любовь к отечеству) или «натальной филопатрией» (*natal philopatry*). В немецкой литературе для обозначения стремления особи возвратиться к месту своего рождения также используют специальный термин *ortstreue* («верность месту»).

Возвращение взрослых птиц в район прежнего гнездования обычно называют «верностью гнездовой территории» (*site fidelity*) или «постоянством гнездовой территории» (*site tenacity*), реже — «гнездовой филопатрией» (*breeding philopatry*). Возвращение птиц в район прежней зимовки называют «верностью зимовочной территории» или «зимней филопатрией» (*winter philopatry*). Термин «филопатрия» в настоящее время применяется для обозначения широкого круга сходных, а, возможно, и идентичных явлений верности территории, обнаруженных в самых разных группах животных.

Возвращение птиц в район рождения или прежнего гнездования в отечественной литературе обычно называют «гнездовым консерватизмом». С нашей точки зрения, этот термин неудачен, поскольку в буквальном смысле означает постоянство гнездового стереотипа птиц, проявляющегося в первую очередь в строительстве гнезда. Если все же говорить о консерватизме, то правильнее называть его территориальным, однако предпочтительнее использовать международную терминологию.

Иногда возвращение перелетных птиц в прежний район гнездования или зимовки называют «хомингом» (от английского слова *home* — дом). Однако чаще этим термином пользуются тогда, когда имеют в виду возвращение птиц после смещения их относительно дома либо в процессе перевозки, либо при естественных полетах в поисках корма, воды и т. п. Понятия «ближний» и «дальний хоминг» употребляют, когда хотят отметить, с каких расстояний возвращается птица.

Для птиц «домом» может быть место рождения, место, куда птица расселилась в послегнездовой период (территория будущего гнездования), место размножения (гнездовая территория), зимовки (зимовочная территория), линьки, миграционной остановки и др. Одним словом, любая территория, которую особь постоянно или время от времени посещает в течение своей жизни, может быть условно названа ее «домом».

Местом рождения (гнездования, зимовки) в данной книге называется территория, сопоставимая с участком обитания особи (для мелких птиц, преимущественно воробьиных, радиусом 0,5 км, для крупных птиц — 1 км).

Район рождения (гнездования, зимовки) — территория вокруг участка обитания радиусом до 5 км для мелких птиц и 10 км для крупных птиц.

1.2. Методы изучения филопатрии птиц

Предположение о том, что перелетные птицы весной возвращаются «домой» возникло у людей давно, вероятно, в процессе наблюдения за прилетом аистов, ласточек, стрижей и других видов, которые гнездятся рядом с человеком. Наиболее любознательные привязывали в лапкам птиц цветные ленточки, шнурки или нитки, осуществляя таким способом индивидуальное мечение. Обнаружив весной птицу со своей меткой, человек впервые получил достоверное доказательство верности птиц дому. Однако научным методом мечение стало после того, как в 1898 г. датский учитель Мортенсен изобрел металлическое кольцо, своего рода птичий паспорт, на котором теперь выбивается серия, номер, название страны, а иногда пункта кольцевания и другая информация.

В настоящее время для индивидуального мечения птиц орнитологи применяют не только различного размера металлические (преимущественно из алюминия) кольца, которые одевают на лапу птице, но и разноцветные пластиковые кольца-ошейники для мечения крупных птиц (лебедей, гусей, журавлей и цапель), номера на которых можно рассмотреть в бинокль или подзорную трубу. Для маркирования уток используются также крыловые метки-пластинки, а для мечения куликов — метки в виде нагрудника [30]. Для мечения мелких воробьиных птиц часто используются различного рода цветные кольца — пластмассовые, целлулоидные, проволочные (из одножильного монтажного провода, который накручивается, например, на стержень для шариковой ручки, а затем разрезается ножницами на отдельные колечки). Благодаря цветным кольцам, которые одеваются на лапу птице в определенном сочетании, можно наблюдать за ней, не отлавливая каждый раз, на протяжении длительного времени (до нескольких лет). Без индивидуального опознания невозможно успешно проводить исследования по территориальному распределению и поведению птиц.

С момента изобретения индивидуальных меток, благодаря усилиям многих орнитологов (как профессиональных, так и любителей), в разных странах мира был накоплен огромный материал по возвратам колец, который подтвердил, что многие перелетные птицы действительно возвращаются гнездиться и зимовать в прежние районы. В качестве показателя верности птиц какой-либо территории используют так называемый процент возврата, т. е. долю вернувшихся, вернее, обнаруженных на этой территории птиц в последующие после кольцевания годы из числа ранее на ней помеченных. Чем выше процент возврата, тем более высокой считается возвращаемость (верность) птиц. Интересно, что у ихтиологов, занимающихся разведением ценных проходных видов рыб (тихоокеанских лососей, семги и др.), этот показатель (процент возврата в место выпуска молоди) широко применяется для оценки эффективности данных работ.

Определить реальную величину процента возврата окольцованных птиц довольно трудно, поскольку контроль за вернувшимися особями редко бывает полный. Только у некоторых видов *Parus major*, *Ficedula hypoleuca*, *Sturnus vulgaris*, гнездящихся в искусственных гнездовьях (дуплянках и скворечниках), удастся осуществить достаточно эффективный контроль размножающихся особей (близкий к 100%), и то только в том случае, когда количество естественных дупел в исследуемом районе мало. Например, на Куршской косе Балтийского моря, в районе, где расположен полевой стационар биологической станции Зоологического института АН СССР «Фрингилла» (рис. 1), практически все (95%) гнездящиеся мухоловки-пеструшки нами отлавливаются. Лес здесь представлен преимущественно 20—30-летними посадками обыкновенной и горной сосны, а также небольшими березовыми колками, где очень мало естественных дупел. В то же время в других частях косы, где преобладают лиственные породы деревьев (черная ольха, береза) с достаточным количеством дупел, эффективность контроля окольцованных мухоловок ниже. Если в районе стационара «Фрингилла» возврат мухоловок-пеструшек в район рождения составляет в среднем 9%, то в других частях косы он достигает 4% [134].

Кроме того, исследователи часто применяют разные способы контроля за вернувшимися птицами. Одни стараются выловить и проверить на предмет колец всех птиц, которые держатся в контролируемом районе [134], другие предпочитают обследовать только часть особей (выборку) и дальше экстраполировать полученные данные на необследованную часть птиц [75]. Эффективность самого отлова птиц может существенно отличаться у разных исследователей. Например, такие виды, как большая синица или мухоловка-пеструшка, могут быть пойманы в дуплянках разными способами: непосредственно руками во время насиживания самкой кладки, простыми приспособлениями типа самозакрывающейся дверцы из картона или проволоки, прикрепленной над летком

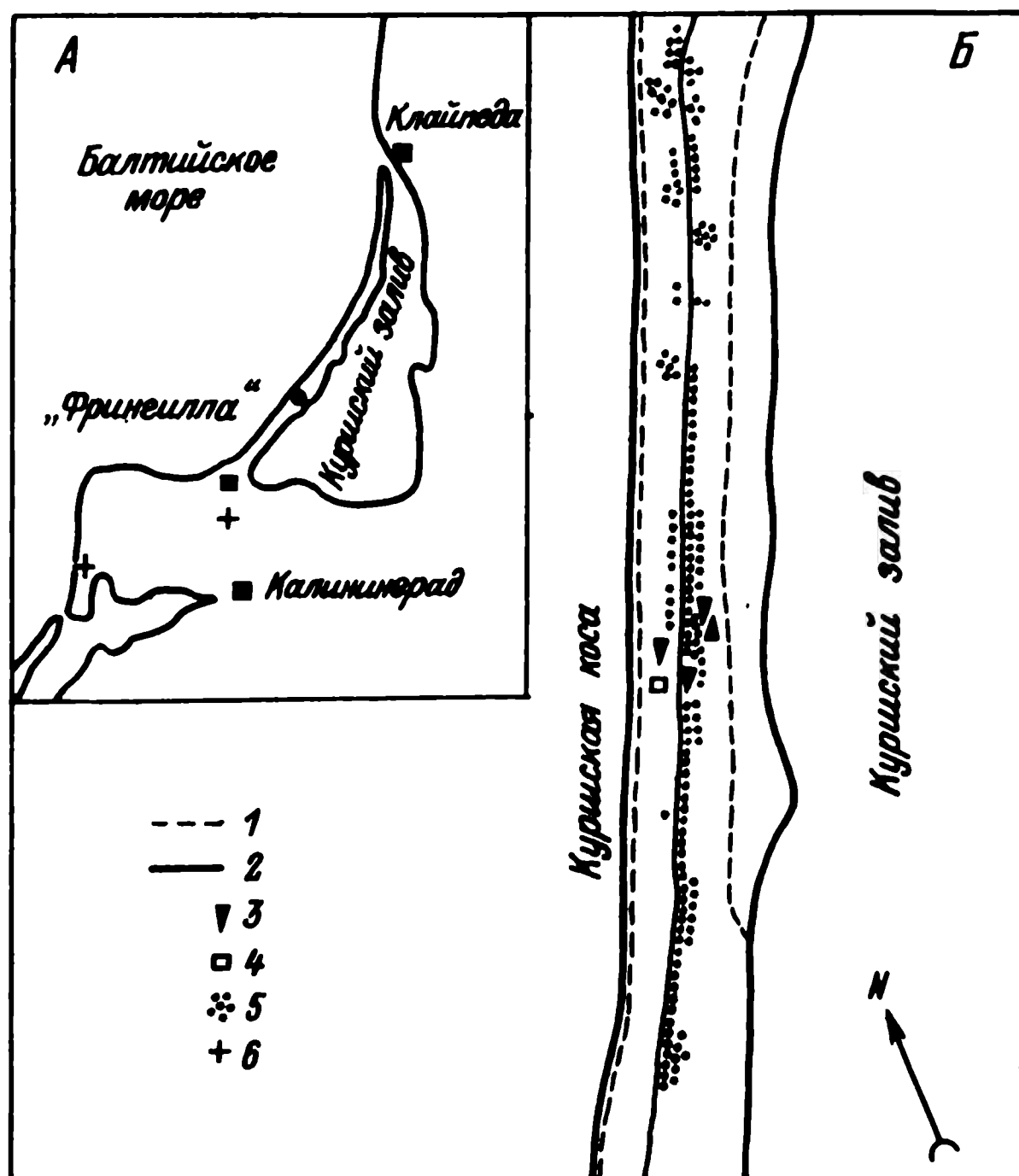


Рис. 1. Схема Куршской косы Балтийского моря (А) и основного района исследования (Б):

1 — граница дюн, 2 — шоссе, 3 — большие стационарные ловушки, 4 — павильон, 5 — дуплянки, 6 — место выпуска экспериментальных птиц

к внутренней стенке дуплянки, и более сложными автоматически захлопывающимися дверцами со сторожком. Все эти способы имеют разную эффективность. Руками можно поймать подавляющее большинство гнездящихся самок, но очень мало самцов. Простой дверцей, которую должна отодвинуть головой сама птица, пролезая через леток, можно поймать только часть наименее осторожных особей, в то время как автоматическими дверцами можно переловить практически всех самцов и самок, причем не только во время насиживания яиц или выкармливания птенцов, но и до начала размножения еще в пустых дуплянках, когда птицы только начинают их обследовать. Как показали наши исследования на Куршской косе, благодаря отлову самцов мухоловок-пеструшек в пустых дуплянках показатель возвращаемости их в район рождения увеличился на 25% [134].

Важное значение для правильной оценки возвращаемости птиц имеет размер обследуемой территории. Анализ возвращаемости мухоловок-пеструшек в район рождения на Куршской косе показал, что процент возврата сильно зависит от размера контро-

лируемой территории [134]. Если обследуется в последующие после кольцевания годы только та часть птиц, которая загнездилась в пределах 1 км от места кольцевания (рождения), то возврат составляет лишь 2%, если в пределах 4 км — 6%, а в пределах 10 км он достигает 9% (рис. 2). Поэтому весьма важно, чтобы исследователи при анализе возвращаемости птиц учитывали не только эффективность контроля меченых особей, но и размер обследуемой территории. Только в этом случае можно сравнивать возвращаемость птиц в разных районах достаточно объективно (см. рис. 2).

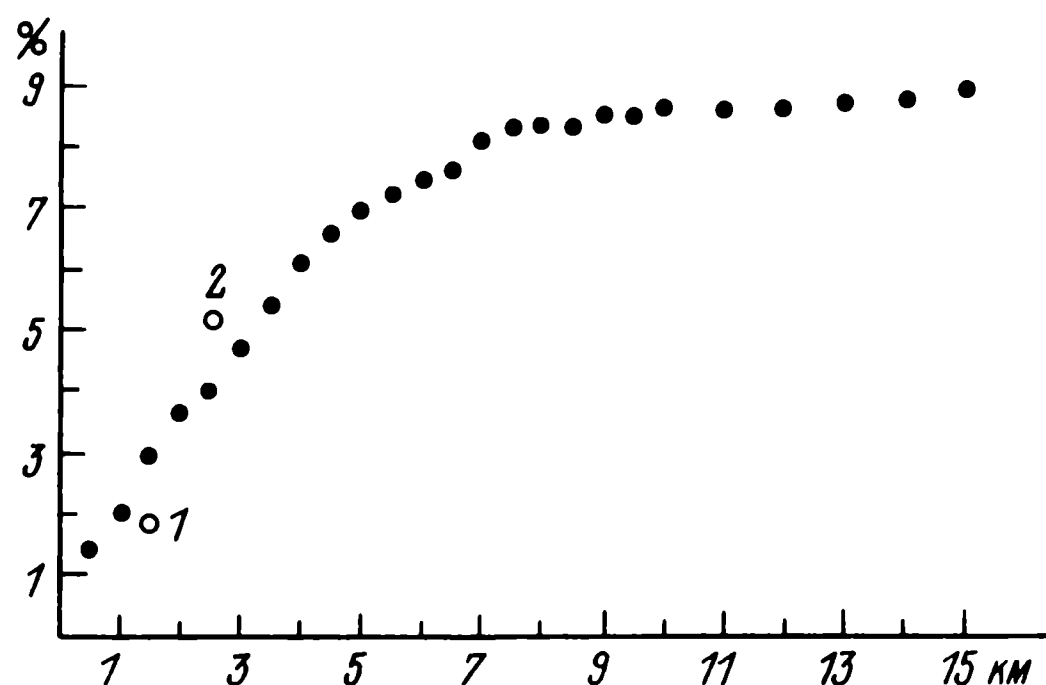


Рис. 2. Зависимость показателя филопатрии от радиуса контролируемой территории у *Ficedula hypoleuca* на Куршской косе:

1 — данные для Финляндии [316], 2 — данные для ФРГ [570].

Каждая точка — доля пойманных во время гнездования птиц (от числа окольцованных птенцов) на соответствующем удалении от места их рождения.

На оси абсцисс — радиус контролируемой территории, км;
ординат — кумулятивный процент возврата

Выше речь шла о простом, нескорректированном показателе возвращаемости птиц, т. е. фактическом проценте возврата. Однако этот показатель не учитывает того факта, что от момента кольцевания птиц до поимки их в последующие годы значительная часть особей погибает, поэтому при расчете вероятного процента возврата у того или иного вида необходимо учитывать его ежегодную смертность или выживаемость. Нередко среди орнитологов возникают споры относительно того, какой метод расчета дает наиболее точную оценку ежегодной выживаемости птиц. Ранее наиболее часто для оценки этого параметра использовался метод составных демографических таблиц (метод Лэка) по данным отловов или находок меченых птиц [103]. Однако ряд исследователей (в частности, авторы сводки по методам расчета на основе данных мечения [224]) считает этот способ некорректным из-за некоторых нереалистических допущений, лежащих в его основе. По мнению этих исследователей, метод занижает средние оценки

выживаемости. Более правильно, по их мнению, а также мнению Бардина [12], оценивать ежегодную выживаемость птиц с помощью стохастической модели мечения и повторного отлова Джолли-Себера. Эта модель дает возможность определить вероятность «сохранения» особей в исследуемой популяции. Показатель сохраняемости представляет собой произведение вероятностей, что особь и не погибнет, и останется верной изучаемой территории [12]. Однако, несмотря на ряд достоинств, этот метод нельзя считать достаточно надежным, поскольку он тоже основан на нескольких допущениях, которые не всегда выполняются. Судя по расчетам Бардина [12] сохраняемость взрослых *Fringilla coelebs* на Куршской косе варьировала в разные годы от 22 до 100%, т. е. в отдельные годы в район исследования согласно расчетам должны были вернуться все окольцованные в предыдущий год особи, что представляется крайне сомнительным. В среднем сохраняемость взрослых зябликов по Бардину составляет 54%, что дает весьма близкую оценку выживаемости (56%), рассчитанную Паевским [103] по методу Лэка.

В целом следует отметить, что, несмотря на то, что разные методы вычисления выживаемости птиц существенно отличаются между собой как по исходным допущениям, так и по степени сложности расчетов, оценки выживаемости, проведенные разными исследователями, дают сходные цифры. Так, для воробьиных ежегодная выживаемость взрослых птиц лежит преимущественно в пределах 40—55% [103]. Для примерной оценки вероятного процента возврата взрослых воробьиных птиц в прежний район гнездования вполне достаточно использовать величины выживаемости в указанном пределе, поскольку ни один из имеющихся методов не может дать достаточно точных величин.

Выживаемость молодых птиц оценить значительно труднее. Методы Лэка или Джолли-Себера в этом случае мало что могут дать. Обычно пользуются косвенными способами расчета. В частности, выживаемость молодых птиц в стабильной популяции можно оценить путем деления величины смертности взрослых на количество слетков, приходящихся на одну особь из родительской пары [103]. В целом косвенные расчеты показывают, что выживаемость у молодых птиц заметно ниже, чем у взрослых. У воробьиных она колеблется преимущественно в пределах от 30 до 40% [103]. Для примерной оценки возвращаемости воробьиных птиц в район рождения эти данные являются вполне удовлетворительными.

Вычисляя вероятный процент возврата птиц в район кольцевания, мы в первую очередь примерно оценивали, какая доля из окольцованных птиц должна погибнуть к моменту возвращения. Для этого мы использовали уже имеющиеся в литературе данные по ежегодной выживаемости птиц. Оценки сохраняемости как таковой мною не проводились, хотя Бардин и рассматривает мои расчеты как попытку разделить сохраняемость на ее составля-

ющие — выживаемость и верность территории. Это не так. Через сохраняемость трудно оценить верность молодых птиц району рождения или кольцевания, а это было весьма важно сделать в моей работе.

Все расчеты вероятного процента могут дать только примерные цифры, поэтому нет смысла искать какие-то очень точные способы вычисления ежегодной смертности или эффективности (вероятности) отлова птиц, как это пытается сделать Бардин [12]. Например, по расчетам Паевского [42] эффективность отлова большими ловушками гнездящихся в окрестностях стационара зябликов составляет 31%, а по расчетам Бардина методом Джолли-Себера — 23%. Прямые расчеты эффективности отлова мухоловок-пеструшек, гнездящихся в радиусе 1 км от них, дают 29%, а в радиусе 1,5 км — 23% (табл. 1). Цифры, с моей точки зрения, весьма сходные, несмотря на то, что получены они были совершенно разными способами. Нет смысла спорить, какая оценка более правильная, вполне достаточно считать, что эффективность отлова гнездящихся птиц большими стационарными ловушками в нашем районе исследования составляет около 25—30%. Важно только, чтобы каждый исследователь, оценивающий величину верности территории у того или иного вида, использовал не один фактический процент возврата, а учитывал ежегодную смертность птиц, эффективность контроля меченых особей в исследуемом районе и радиус контролируемой территории.

В районе полевого стационара «Фрингилла» на Куршской косе в период гнездования ежегодно проводится кольцевание взрослых и молодых птиц, а также птенцов преимущественно воробьиных видов. Отлов птиц (как пролетных, так и местных) производится большими стационарными ловушками «рыбачинского» типа [41]. Чтобы выделить период, когда ловушки ловят преимущественно местных птиц, были проанализированы данные по изменению показателя возвращаемости птиц (процент возврата) в зависимости от даты их кольцевания (табл. 2). В результате для каждого вида был установлен конкретный период, когда отлавливаемые птицы (как взрослые, так и молодые) дают в последующие годы наибольший процент возврата (см. табл. 4). Пойманные в этот период птицы считались местными.

Для оценки различий между показателями филопатрии (долями вернувшихся птиц) в разных выборках птиц обычно используется критерий Пирсона (χ^2). Чтобы избежать возможных неточностей при вычислении критерия хи-квадрат на материале, группируемом в четырехпольную таблицу, вносится поправка Йейтса на непрерывность, которая обеспечивает более точные результаты, особенно на малочисленных выборках [142].

Таблица 1

Эффективность отлова стационарными ловушками взрослых *Ficedula hypoleuca*, гнездящихся на разном расстоянии от ловушек на Куршской косе Балтийского моря [131]

Показатели	Расстояние до ловушек, км															
	0—0.5		0.51—1.0		1.01—1.5		1.51—2.0		2.01—2.5		2.51—3.0		3.01—3.5		3.51—4.0	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Число окольцованных в дуп- лянках птиц (<i>N</i>)	79	96	21	33	30	34	20	28	12	24	19	22	15	21	26	30
Число пойманных в ловушки птиц (<i>n</i>)	27	30	6	3	2	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Доля пойманных ловушками птиц, %	34.2	31.2	28.6	9.1	6.7	2.9	0	3.6	8.3	0	0	0	0	0	0	0
Коэффициент эффективности отлова птиц	2.9	3.2	3.5	11.0	15.0	34.0	—	28.0	12.0	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. Коэффициент эффективности отлова птиц вычислен как *N/n*.

**Возвращаемость птиц, пойманных в стационарные ловушки
на Куршской косе (в 1959—1988 гг.)
в зависимости от даты их отлова**

Вид	Воз- раст	N, n, %	Май			Июнь			Июль			Август		
			1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>Jynx torquilla</i>	Ad.	N	37	50	21	21	25	19	23	20	8	2	2	0
		n	2	6	2	2	4	3	2	1	1	0	0	0
		%	5.4	12.0	9.5	9.5	16.0	15.8	8.7	5.0	12.5	0	0	0
<i>Jynx torquilla</i>	Juv.	N								76	102	60	35	27
		n								4	3	2	1	0
		%								5.3	2.9	3.3	2.9	0
<i>Hirundo rustica</i>	Ad.	N	614	1276	891	234	91	40	16	14	17	14	7	7
		n	0	4	3	4	4	2	1	1	0	0	0	0
		%	0	0.3	0.3	1.7	4.4	5.0	6.3	7.1	0	0	0	0
<i>Hirundo rustica</i>	Juv.	N							10	107	279	339	440	308
		n							0	2	4	4	6	1
		%							0	1.9	1.4	1.2	1.4	0.3
<i>Phylloscopus trochilus</i>	Ad.	N	3256	3729	1903	477	145	148	193	94	75	91	275	764
		n	18	22	18	16	9	9	12	6	4	10	7	3
		%	0.6	0.5	1.0	3.4	6.2	6.1	6.2	6.4	5.3	11.0	2.6	0.4
	Juv.	N					27	12	913	3437	4370	4087	5864	20925
		n					0	0	108	300	280	138	70	51
		%					0	0	11.8	8.7	6.4	3.4	1.2	0.2
	Pull.	N					379	326	122	31	44			
		n					28	25	9	2	2			
		%					7.4	7.7	7.4	6.5	4.5			
<i>Hippolais icterina</i>	Ad.	N	12	274	1212	714	198	146	288	431	224	60	29	2
		n	0	6	27	26	17	9	24	39	20	2	1	0
		%	0	2.2	2.2	3.6	8.6	6.2	8.3	9.0	8.9	3.3	3.4	0
	Juv.	N							12	249	571	466	300	165
		n							1	33	40	25	11	4
		%							8.3	13.3	7.0	5.4	3.7	2.4
	Pull.	N					11	245	555	163	52			
		n					0	8	18	4	1			
		%					0	3.3	3.2	2.5	1.9			

Продолжение табл. 2

Вид	Воз- раст	N, n, %	Май			Июнь			Июль			Август		
			1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>Sylvia nisoria</i>	Ad.	N	0	56	366	334	172	116	86	39	16	22	5	0
		n	0	1	29	20	18	13	14	7	2	3	1	0
		%	0	1.8	7.9	6.0	10.5	11.2	16.3	17.9	12.5	13.6	20.0	0
	Juv.	N							30	115	301	198	40	18
		n							2	8	19	9	0	0
		%							6.7	7.0	6.3	4.5	0	0
	Pull.	N					142	845	452	57				
		n					2	34	22	2				
		%					1.4	4.0	4.9	3.5				
<i>Sylvia curruca</i>	Ad.	N	324	546	364	248	131	83	56	39	41	56	33	63
		n	6	15	20	18	11	11	6	1	1	2	1	0
		%	1.9	2.7	5.5	7.3	8.4	13.3	10.7	2.6	2.4	3.6	3.0	0
	Juv.	N							194	513	958	920	839	797
		n							5	16	13	11	8	8
		%							2.6	3.1	1.4	1.2	1.0	1.0
	Pull.	N				96	571	406	299	195	63			
		n				3	7	10	2	1	0			
		%				3.1	1.2	2.5	0.7	0.5	0			
<i>Sylvia borin</i>	Ad.	N	24	754	2305	1443	104	51	48	39	20	33	62	115
		n	0	0	3	7	2	2	2	2	1	0	0	0
		%	0	0	0.1	0.5	1.9	3.9	4.2	5.1	5.0	0	0	0
	Juv.	N							13	33	125	144	263	518
		n							0	2	7	4	2	0
		%							0	6.1	5.6	2.8	0.8	0
<i>Sylvia communis</i>	Ad.	N	234	918	1098	538	180	113	45	38	37	29	40	35
		n	0	0	2	3	3	2	2	2	2	1	0	0
		%	0	0	0.2	0.6	1.7	1.8	4.4	5.3	5.4	3.4	0	0
	Juv.	N							14	34	72	146	159	180
		n							1	3	3	1	1	0
		%							7.1	8.8	4.2	0.7	0.6	0
<i>Motacilla alba</i>	Ad.	N	55	40	34	36	56	55	35	33	20	6	6	41
		n	2	2	2	3	4	6	4	5	3	1	1	1
		%	3.6	5.0	5.9	8.3	7.1	10.9	11.4	15.2	15.0	16.7	16.7	2.4
	Juv.	N					11	200	759	920	823	508	374	359
		n					0	8	17	16	9	4	3	5
		%					0	4.0	2.2	1.7	1.1	0.8	0.8	1.4

Вид	Воз- раст	N, n, %	Май			Июнь			Июль			Август			
			1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	
<i>Anthus trivialis</i>	Ad.	N	258	122	46	21	19	21	35	23	30	50	94	83	
		n	0	5	0	2	1	2	2	1	1	3	1	0	
		%	0	4.1	0	9.5	5.3	9.5	5.7	4.4	3.3	6.0	1.1	0	
<i>Lanius collurio</i>	Juv.	N							110	231	308	466	456	455	
		n							1	5	6	1	9	0	
		%							0.9	2.2	2.0	0.2	2.0	0	
<i>Fringilla coelebs</i>	Ad.	N	5	63	169	76	20	19	42	45	44	29	18	4	
		n	0	0	1	1	1	3	2	3	4	1	0	0	
		%	0	0	0.6	1.3	5.0	15.8	4.8	6.7	9.1	3.4	0	0	
<i>Carpodacus erythrinus</i>	Juv.	N							8	26	96	98	100	156	
		n							0	0	0	1	1	0	
		%							0	0	0	1.0	1.0	0	
<i>Carpodacus erythrinus</i>	Ad.	N	16647	6428	2641	1651	1287	799	725	351	167	104	45	105	
		n	128	157	96	60	92	95	77	36	19	6	3	8	
		%	0.8	2.4	3.6	3.6	7.2	11.9	10.6	10.3	11.4	5.8	6.7	7.6	
<i>Carpodacus erythrinus</i>	Juv.	N							148	1303	2600	2858	2207	1865	2591
		n							28	194	334	379	208	134	199
		%							18.9	14.9	12.9	13.3	9.4	7.2	7.7
<i>Carpodacus erythrinus</i>	Pull.	N				676	2196	1813	907	217	50				
		n				75	222	143	43	8	1				
		%				11.1	10.1	7.9	4.7	3.7	2.0				
<i>Carpodacus erythrinus</i>	Ad.	N	4	54	405	253	119	124	86	63	23	8	0	0	
		n	0	0	19	14	13	21	10	9	1	0	0	0	
		%	0	0	4.7	5.5	10.9	16.9	11.6	14.3	4.3	0	0	0	
<i>Carpodacus erythrinus</i>	Juv.	N							8	56	68	32	16	6	
		n							0	0	1	0	0	0	
		%							0	0	1.5	0	0	0	

Примечание. N — число окольцованных птиц, n — число пойманных стационарными ловушками птиц в последующие годы, % — доля пойманных птиц от числа окольцованных в каждую декаду.

1.3. Величина филопатрии в разных группах птиц

В течение нашего столетия благодаря интенсивному кольцеванию птенцов в разных странах мира получены убедительные доказательства того, что у многих перелетных видов определенная доля особей возвращается для размножения в район рождения.

Верность родине обнаружена у птиц, принадлежащих к разным систематическим группам, начиная от наиболее крупных и долгоживущих птиц (альбатросы, лебеди, аисты и др.) и кончая наиболее мелкими и маложивущими (колибри, воробьиные). Даже пингвины (императорские, хохлатые, Адели), которые совершают свои миграции пешком или вплавь, нередко возвращаются для гнездования в район рождения (см. табл. 16). Например, кольцевание пингвинов на антарктической станции Кинг-Джордж показало, что из 1100 птенцов Адели, окольцованных в 1981—82 гг., в 1984—85 гг. вернулось в колонию около 20% особей, что намного превышает средние показатели выживаемости молодых птиц у этого вида [539].

Анализ мировой литературы за последние 50 лет, где имеются сведения о кольцевании птенцов на гнездах и молодых птиц в послегнездовой период, показывает, что филопатрия распространена в классе птиц значительно шире, чем это принято считать (табл. 3). Много интересных данных по филопатрии удалось найти в работах, посвященных экологии разных птиц. Филопатрия обнаружена не только у так называемых дальних мигрантов, которые совершают перелеты между континентами (аисты, кулики, ласточки, мухоловки, славки и др.), и у видов, мигрирующих в пределах континента (утки, дневные хищники, дрозды, вьюрки), но и у кочующих видов (см. табл. 16, 17).

Таблица 3

Распространенность филопатрии в классе птиц

Отряд	Число видов, у которых в той или иной степени установлена филопатрия		
	натальная	гнездовая	зимняя
Podicipediformes	1	3 (2)	1
Procellariiformes	11	17 (1)	
Pelecaniformes	1	2 (1)	1
Ciconiiformes	4 (3)	5 (4)	
Anseriformes	18 (9)	23 (12)	17
Falconiformes	8 (3)	15 (6)	6
Gruiformes	3 (2)	4 (2)	4
Charadriiformes			
Charadrii	29 (3)	49 (4)	24
Laridae	13 (5)	24 (6)	7
Alcidae	5 (2)	9 (3)	
Columbiformes	1	3 (1)	
Cuculiformes	1	1	
Apodiformes	4 (1)	7 (1)	
Coraciiformes	2 (2)	3 (2)	
Piciformes	1 (1)	1 (1)	1
Passeriformes	76 (25)	109 (51)	89
Всего	178 (56)	275 (97)	150

Примечание. Таблица составлена по литературным данным, в том числе советским (в скобках), опубликованным в период с 1937 по 1990 гг.

Верность родине проявляют водоплавающие и сухопутные виды, открытогнездящиеся и дуплогнездники, норники. Анализ мировой литературы, начиная с 30-х годов по наше время, показал, что филопатрия в той или иной степени обнаружена более чем у 170 перелетных видов (см. табл. 3).

Чтобы получить представление о величине филопатрии у перелетных птиц, рассмотрим некоторые примеры. На одном из Гавайских островов Фишер [281] поймал 990 слетков *Diomedea immutabilis*, которых перевезли на соседний остров, находящийся в 5 км. Около 900 поднявшихся на крыло окольцованных молодых птиц успешно покинули место выпуска. Через 4—5 лет после этого были обнаружены 164 окольцованных альбатроса: 47 в месте выпуска, 2 — в море и 115 — на родном острове. Птицы еще не достигли половозрелости и поэтому не размножались. Через 8 лет в районе рождения загнездились 232 (26%) особи из числа ранее окольцованных. Учитывая, что ежегодная смертность у этого вида составляет около 6%, в район рождения вернулось около 50% выживших к началу гнездования птиц.

Величина филопатрии у уток (*Anas clypeata*, *Aythya fuligula*, *Aythya ferina*), гнездящихся на оз. Энгурес (Латвия), составляет для самок соответственно 12, 11 и 4% [90]. При наличии благоприятных условий около 70% выживших молодых самок у этих видов приступает к гнездованию в районе своего вылупления. Селезни возвращаются значительно хуже — 0.2% у *Aythya fuligula* и 0.7% у *Aythya ferina* [20].

На побережье западной Финляндии Сойккели [515] окольцевал 511 *Calidris alpina*. В последующие годы в районе рождения в пределах 5 км от места вылупления было обнаружено 57 (11%) особей. Выживаемость птиц на первом году жизни в исследуемой популяции составляет 26—30%, поэтому доля обнаруженных в районе рождения особей составляет 37—43% от числа выживших. Даже без учета той части птиц, которые вернулись в район рождения, но не были обнаружены, процент возврата большой.

В локальной популяции *Charadrius hiaticula* в резервате Бессон (ГДР) Зифке [509] окольцевал 745 птенцов. В последующем 71 (9.5%) особь была обнаружена во время гнездования в районе рождения. Смертность первогодков у этого вида равна 70%, следовательно, процент возврата выживших к весне птиц равен 32.

На о. Лонг-Айленд (штат Нью-Йорк, США) на протяжении 12 лет кольцевались птенцы *Sterna hirundo* [261]. В последующие годы в свою колонию для гнездования вернулось около 14% особей от поднявшихся на крыло птенцов, 1—2% выбрали другие колонии. Средняя ежегодная смертность взрослых крачек составляет 8%. Большинство птиц начинает гнездиться в возрасте 6 лет. Следовательно, в родную колонию возвращается не менее 30% выживших особей.

Изучая *Arus arus* в Швейцарии Вейтнауэр [556] окольцевал 181 птенца. В последующие годы 88 (48.6%) особей были обнару-

жены в месте кольцевания. С учетом смертности стрижей на первом году жизни (30%) в район рождения вернулось 70% выживших птиц.

В ФРГ из 1677 *Delichon urbica*, окольцованных птенцами, около 25% птиц Рейнвалд и Гатчер [476] обнаружили в районе рождения. Учитывая 70% смертности первогодков, на родину вернулось около 85% выживших к весне ласточек.

13 лет в колониях, расположенных в песчаных карьерах (США, штат Нью-Йорк), проводилось кольцевание *Riparia riparia* [325]. Из 432 птенцов, окольцованных в норах, были пойманы 33 особи в районе рождения — 7.6%. Смертность первогодков у этого вида достигает 80%, следовательно, процент возврата выживших птиц равен 40.

Из 587 птенцов *Anthus trivialis*, окольцованных в Бельгии, в последующие годы в районе рождения были обнаружены 27 (5%) особей [329]. Учитывая смертность на первом году жизни (70%) в район рождения должно вернуться не менее 15% особей.

На Куршской косе с 1959 года по настоящее время проводится кольцевание птенцов на гнездах, а также молодых птиц, попадающих в стационарные ловушки в послегнездовой период. За это время получено около 750 возвратов в район рождения от птенцов и 1600 возвратов от молодых птиц в район кольцевания для 14 перелетных видов (табл. 4). Анализируя эти возвраты, мы

Таблица 4
Величина филопатрии и верности гнездовой территории у перелетных птиц на Куршской косе

Вид	Возраст-птиц	Период кольцевания птиц (месяц и декада)	Число окольцованных птиц	Возврат птиц		Вероятный процент возврата птиц
				N	%	
<i>Jynx torquilla</i>	Pull.	VI ₂ —VII ₃	334	5	*1.5±1.0***	20.0
	Juv.	VII ₂ —VIII ₁	183	10	*5.5±1.9*	60.0
	Ad.	V ₂ —VII ₃	154	21	13.6±2.6***	90.0
<i>Hirundo rustica</i>	Pull.	VI ₂ —VII ₃	227	2	1.0±0.6*	12.0
	Juv.	VII ₁ —VIII ₂	1175	16	1.4±0.9**	16.0
	Ad.	VI ₂ —VII ₃	161	8	5.0±2.3**	44.0
<i>Ficedula hypoleuca</i>	Pull.	VI ₂ —VII ₃	2280	194	8.5±0.6***	32.0
	Juv.	VII ₁ —VII ₃	91	6	6.6±1.1***	22.0
	Ad.	V ₂ —VII ₂	308	98	31.8±1.3***	65.0
<i>Phylloscopus trochilus</i>	Pull.	VI ₂ —VII ₃	902	66	7.3±1.5	80.0
	Juv.	VI ₂ —VII ₃	8759	688	7.9±0.7	75.0
	Ad.	VI ₂ —VIII ₁	746	50	6.7±1.9	60.0
<i>Hippolais icterina</i>	Pull.	VI ₂ —VII ₃	1026	31	***3.0±1.5***	35.0
	Juv.	VII ₁ —VIII ₁	1298	99	***7.6±1.6	87.0
	Ad.	VI ₂ —VII ₃	1287	109	8.5±1.2***	75.0
<i>Sylvia nisoria</i>	Pull.	VI ₂ —VII ₂	495	40	8.1±1.4	90.0
	Juv.	VII ₁ —VIII ₁	332	27	8.1±1.5	81.0
	Ad.	V ₃ —VIII ₂	933	99	10.6±1.6	85.0

Вид	Возраст птиц	Период кольцевания птиц (месяц и декада)	Число окольцованных птиц	Возврат птиц		Вероятный процент возврата птиц
				N	%	
<i>Sylvia curruca</i>	Pull.	VI ₁ —VII ₃	1630	23	1.4 ± 0.6***	19.0
	Juv.	VII ₁ —VIII ₁	2585	45	1.7 ± 0.4***	20.0
	Ad.	VI ₁ —VII ₁	518	46	8.9 ± 1.5***	80.0
<i>Sylvia borin</i>	Pull.	VI ₂ —VII ₃	934	8	***0.9 ± 0.4**	12.0
	Juv.	VII ₁ —VII ₃	171	9	***5.3 ± 1.7	53.0
	Ad.	VI ₂ —VII ₃	262	9	3.4 ± 1.0**	31.0
<i>Sylvia communis</i>	Pull.	VI ₂ —VII ₃	149	0	0.0	0.0
	Juv.	VII ₁ —VII ₃	120	7	5.8 ± 1.8	48.0
	Ad.	VI ₂ —VIII ₁	442	12	2.7 ± 1.0	24.0
<i>Motacilla alba</i>	Pull.	VI ₂ —VII ₃	198	0	0.0	0.0
	Juv.	VI ₂ —VII ₃	2713	50	1.8 ± 0.6***	21.0
	Ad.	VI ₁ —VIII ₂	247	27	10.9 ± 2.1***	97.0
<i>Anthus trivialis</i>	Pull.	VI ₂ —VII ₃	200	4	2.0 ± 1.7	26.0
	Juv.	VII ₁ —VII ₃	649	12	1.8 ± 0.7**	21.0
	Ad.	VI ₁ —VIII ₁	199	12	6.0 ± 3.4**	54.0
<i>Lanius collurio</i>	Pull.	VI ₂ —VII ₃	326	2	0.6 ± 0.3***	8.0
	Juv.	VII ₁ —VIII ₃	203	2	1.0 ± 0.6***	11.0
	Ad.	VI ₂ —VII ₃	135	12	9.0 ± 2.7***	80.0
<i>Carpodacus erythrinus</i>	Pull.	VI ₂ —VII ₃	698	4	0.6 ± 0.5***	8.0
	Juv.	VII ₁ —VIII ₁	164	1	0.6 ± 0.6***	7.0
	Ad.	VI ₂ —VII ₂	392	53	13.5 ± 1.9***	90.0
<i>Fringilla coelebs</i>	Pull.	VI ₁ —VII ₃	5859	492	***8.4 ± 1.0***	98.0
	Juv.	VI ₃ —VIII ₁	9116	1143	***12.5 ± 0.8	98.0
	Ad.	VI ₃ —VII ₃	2042	227	11.1 ± 1.2***	80.0

Примечание. Вероятный процент возврата рассчитан с учетом ежегодной смертности птиц (45—55% для взрослых, 60—65% для молодых и 65—70% для птиц, окольцованных птенцами [103]) и эффективности отлова птиц стационарными ловушками (25—30% [12, 42]) и в дуплянках (95% для *Ficedula hypoleuca* [131]). Звездочки справа указывают достоверные различия между процентом возврата взрослых и молодых птиц (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$), звездочки слева — достоверные различия между процентами возврата птиц, окольцованных молодыми и птенцами (критерий χ^2).

обнаружили, что существуют значительные различия в величине филопатрии у этих видов. У *Phylloscopus trochilus*, *Sylvia nisoria*, *Fringilla coelebs* большинство (80—90%) выживших птиц возвращается для гнездования в район рождения, тогда как у *Hirundo rustica*, *Sylvia curruca*, *Lanius collurio*, *Carpodacus erythrinus* лишь незначительная часть (8—9%) особей предпочитает размножаться в районе рождения (см. табл. 4). У *Ficedula hypoleuca*, *Hippolais icterina* и *Anthus trivialis* в район рождения возвращается около трети выживших к весне птиц.

Несколько иную картину в отношении возвращаемости дают птицы, которые были окольцованы молодыми в послегнездовой период. Хорошую возвращаемость в район кольцевания показали не только молодые *Phylloscopus trochilus*, *Sylvia nisoria* и *Fringilla coelebs*, но и *Jynx torquilla*, *Hippolais icterina* (см. табл. 4). Подобный эффект, когда возвращаемость птиц в район, где их окольцевали молодыми, выше, чем в районе рождения, наблюдается у перелетных видов довольно часто (см. табл. 16). Голланд [338],

кольцуя *Actitis hypoleucos* на окраине его гнездового ареала в Англии, обнаружил, что возврат от птенцов составляет 6% а от молодых куликов, окольцованных в послегнездовой период.— 25%.

Кольцуя птенцов и молодых *Emberiza schoeniclus* в Финляндии, Хаукиойя [327] обнаружил, что на следующий год птиц лучше возвращаются не в район рождения (2.5%), а в район, где они были пойманы в период постювенийной линьки с 16 июля по 25 августа (10%).

В Англии, по данным Лоона [382], возвращаемость *Phylloscopus trochilus* в район, где они были окольцованы молодыми, составляла 13%, а в район рождения только 5%.

Подобные различия в возвращаемости птиц, помеченных птенцами и молодыми, в первую очередь объясняются тем, что у многих перелетных видов связь с местом будущего гнездования образуется не на территории рождения, а на некотором удалении от него когда молодые птицы начинают активно кочевать (см. 5.2). Кроме того, более низкий процент возврата от птенцов, по сравнению с молодыми, может объясняться и тем, что величина смертности птенцов и молодых птиц от момента их кольцевания до момента поимки на следующий год может существенно отличаться. Птенцов у воробьиных птиц обычно кольцуют в возрасте 7—10 суток, а молодых в возрасте 30—40 суток. Прежде чем птицы, окольцованные птенцами, достигнут месячного возраста, они подвергаются большой опасности погибнуть либо еще в гнезде до вылета (например при разорении гнезда хищником), либо после вылета, когда они еще не научились самостоятельно кормиться и хорошо летать поэтому при расчете вероятного процента возврата птиц необходимо учитывать, что смертность у тех особей, которых окольцевали птенцами, должна быть по крайней мере на 5—10% выше, чем у окольцованных молодыми (см. табл. 4).

Выше приведены примеры, которые дают представление о величине филопатрии у отдельных видов. В целом для разных систематических групп этот показатель колеблется от 6 до 22% (табл. 5)

Таблица 5

Средний процент возврата окольцованных птиц в район мечения в разных систематических группах (составлено по табл. 16 и 19)

Отряд	Доля (%) пойманных птиц в районе		
	рождения	гнездования	зимовки
Procellariiformes	(4) 22.1 ± 8.0	(3) 60.3 ± 4.4	
Ciconiiformes			
Anseriformes	(8) 11.2 ± 3.1	(11) 43.8 ± 5.9	(5) 54.0 ± 10.1
Charadriiformes	(16) 14.9 ± 2.7	(20) 56.4 ± 5.3	(6) 65.7 ± 12.0
Passeriformes	(43) 6.0 ± 0.7	(56) 30.0 ± 2.2	(35) 22.2 ± 2.1

Примечание. В скобках указано число видов, для которых рассчитан средний процент возврат птиц.

1.4. Популяционные различия в величине филопатрии

Величина филопатрии может существенно отличаться не только у видов, но и у разных популяций в пределах одного вида. Майр [79] высказал предположение, что наибольшие различия в верности месту рождения у птиц должны возникать между центральными и периферическими популяциями, у которых разные возможности для расселения. Ссылаясь на Хаартмана [314], который показал, что у финской популяции *Ficedula hypoleuca* верность месту рождения значительно меньше, чем у центральноевропейских популяций (табл. 6), Майр предположил, что это объясняется тем, что финская популяция мухоловок-пеструшек в основном состоит из потомков переселенцев из континентальной Европы, у которых «чувство дома» может быть слабее детерминировано генетически.

На существование популяционных различий в филопатрии указывают и другие исследователи. Например, Хелдт [331] показал, что *Calidris alpina* на побережье западной Финляндии проявляет большее стремление размножаться в районе рождения, чем на побережье Германии (см. табл. 6). Автор предполагает, что это объясняется тем, что на побережье Германии места, подходящие для гнездования данного вида, более разбросаны, чем на Финском побережье.

Кашенцева [61], сравнивая возвращаемость *Arus arus* в район рождения в Окском заповеднике и других частях ареала (см. табл. 6), пришла к выводу, что обнаруженные расхождения в величине филопатрии стрижей в Швейцарии и Англии объясняются тем, что в Швейцарии Вейтнауэр [556] работал с изолированной

Таблица 6

Популяционные различия в верности территории у некоторых перелетных видов

Вид	Район кольцевания птиц	Процент возврата птиц в район				Источник
		рождения	гнездования			
			♂+♀	♂	♂+♀	
<i>Calidris alpina</i>	СССР, Ямал			33		[585]
	Финляндия	11.2	77		71	[515]
	ФРГ	3.6	—			[331]
	США, Аляска	5.9	—			[по: 339]
<i>Arus arus</i>	СССР, Окский заповедник	4.0		40		[61]
	Англия	1.3		—		[462]
	Швейцария	48.6		—		[556]
<i>Delichon urbica</i>	СССР, Куршская коса	9.0		16		[77]
	ФРГ	25.0		—		[476]
	Испания	6.1		23		[257]

Вид	Район кольцевания птиц	Процент возврата птиц в район				Источник
		рождения	гнездования			
			♂+♀	♂	♂+♀	
<i>Riparia riparia</i>	СССР, Одесская обл.	—		35		[147]
	ГДР	5.0		24		[493]
	ФРГ	—		14		[398]
	Англия	11.5		31		[340]
	США, шт. Нью-Йорк	7.6		11		[287]
<i>Motacilla alba</i>	СССР, Ямал	—		20		[37]
	СССР, Приполярный Урал	—		17		[157]
	Финляндия	2.5		—		[385]
	СССР, Казахская ССР	0.0		24		[71]
	СССР, Куршская коса	0.0		11		
<i>Anthus trivialis</i>	СССР, Карельская АССР	—		15		[48]
	СССР, Казахская ССР	2.0		23		[71]
	СССР, Тянь-Шань	1.3		18		[66]
	СССР, Куршская коса	2.0		6		
	Швейцария	12.5	51		32	[420]
	Бельгия	4.6		37		[329]
<i>Luscinia svecica</i>	СССР, Ямал	—		8		[157]
	СССР, Приполярный Урал	—		13		[157]
	СССР, Казахская ССР	2.8		26		[35]
	Польша	5.6		43		[252]
	ФРГ	—		47		[по: 157]
	Бельгия	—		24		[456]
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	СССР, Казахская ССР	—		15		[71]
	СССР, Тянь-Шань	—		25		[66]
	Нидерланды	6.0		38		[484]
<i>Turdus iliacus</i>	Норвегия	0.7	25		16	[210]
	СССР, Приполярный Урал	0.0	14		16	[157]
	СССР, Карельская АССР	1.6	31		30	[48]
	СССР, Псковская обл.	1.2	16		12	[33]
	СССР, Казахская ССР	2.1	—		—	[71]
<i>Sylvia borin</i>	Финляндия	0.0	25		6	[518]
	СССР, Псковская обл.	0.0	12		6	[33]
	СССР, Куршская коса	0.9	4		2	
	СССР, Казахская ССР	1.4	20		—	[71]
	СССР, Удмуртская АССР	4.3	—		—	[49]
<i>Phylloscopus trochilus</i>	СССР, Ямал	—		13		[37]
	СССР, Приполярный Урал	2.3	26		26	[157]
	Финляндия	2.0	24		—	[537]
	СССР, Карельская АССР	6.3	14		10	[136]
	СССР, Псковская обл.	—	19		17	[33]
	СССР, Куршская коса	7.2	8		6	
	Польша	2.4	—		—	[252]
	Англия	5.0	36		23	[382]

Вид	Район кольцевания птиц	Процент возврата птиц в район				Источник
		рождения	гнездования			
			♂+♀	♂	♂+♀	
<i>Ficedula hypoleuca</i>	Швеция северная	2.0	25	8	[443, 444]	
	Швеция южная	—	38	—	[168]	
	Финляндия	1.8	36	14	[316]	
	СССР, Карельская АССР	2.0	47	18	[5]	
	СССР, Эстония	0.5	37	15	[386]	
	СССР, Латвия	2.5	42	28	[146]	
	СССР, Приокско-Террасный заповедник	2.5	—	—	[75]	
	СССР, Куршская коса	8.5	28	15		
	ГДР	2.5	30	27	[249]	
	ФРГ, Силезия	5.3	35	37	[538]	
	ФРГ, район Берлина	10.4	45	30	[251]	
	ФРГ, Нижняя Саксония	5.2	38	24	[570]	
	Англия	3.8	39	40	[233]	
	<i>Fringilla coelebs</i>	СССР, Карельская АССР	1.0	30	19	[48]
СССР, Псковская обл.		2.1	15	7	[33]	
СССР, Куршская коса		8.4	15	9		
СССР, Горьковская обл.		8.4	—	—	[1]	
СССР, Казахская ССР		3.3	27	—	[71]	
СССР, Удмурдская АССР		6.0	—	—	[49]	
<i>Carpodacus erythrinus</i>	СССР, Приполярный Урал		13	8	[157]	
	Финляндия	4.3	—	—	[525]	
	СССР, Карельская АССР	0.0	39	39	[48]	
	СССР, Куршская коса	0.6	15	12		
	СССР, Казахская ССР	—	47	17	[71]	

Примечание. Процент возврата — доля обнаруженных в последующие годы птиц из числа окольцованных в контролируемом районе.

колонией в сельской местности, где имеется дефицит мест для гнездования, а в Англии изучали городскую колонию, где птицы имели больше возможностей для расселения [462].

Интересно сравнить величину филопатрии у *Ficedula hypoleuca* в разных частях ее ареала, поскольку многие исследователи уделяют этому виду особое внимание. Возвращаемость мухоловок-пеструшек в район рождения наиболее низка в Финляндии и Эстонии, а наиболее высока в ФРГ (район Берлина) и на Куршской косе (см. табл. 6). Эти различия можно рассматривать как популяционные, однако есть основания полагать, что в основе обнаруженных различий в величине филопатрии может лежать несходство методов контроля за вернувшимися птицами, применяемых разными исследователями. Во-первых, исследователями контролируется, как правило, разная по величине территория. На рис. 2 показано, как сильно зависит величина процента возврата у мухо-

ловок-пеструшек на Куршской косе от радиуса контролируемой территории. Если же сравнивать процент возврата в разных районах на сходных по размеру территориях, то он отличается несущественно. Во-вторых, значительно может различаться эффективность самого контроля вернувшихся в район рождения птиц (см. 1.2). Исходя из этого, мы предполагаем, что достаточно высокий уровень филопатрии, обнаруженный нами у мухоловки-пеструшки на Куршской косе, не является отличительной особенностью куршской популяции, и, вероятно, в других популяциях, по крайней мере центральноевропейских имеется сходный уровень верности мухоловок родине [134]. Чтобы проверить это предположение, мы совместно с сотрудниками МГУ В. М. Гавриловым и А. Б. Керимовым решили провести эксперимент по обмену яйцами мухоловки-пеструшки между двумя популяциями, гнездящимися на Куршской косе и в районе г. Звенигорода, Московской области. Расстояние между этими двумя популяциями составляет около 1000 км по прямой. Возвращаемость мухоловки-пеструшки в район рождения в Московской области, судя по некоторым данным [75, 109], составляет около 3%, т. е. примерно в 3 раза меньше, чем на Куршской косе. Важно было выяснить, являются ли эти различия популяционными, генетически детерминированными, или же они связаны с разной эффективностью контроля за вернувшимися птицами в этих исследуемых районах. С этой целью на Куршской косе в районе полевого стационара в гнездах мухоловок-пеструшек были заменены 130 яиц на привезенные из Московской области (29 мая и 3 июня), а в Звенигороде — 48 яиц на привезенные с Куршской косы (28 мая). Из 130 яиц вылупилось 90 птенцов (большинство 11—12 июня, незначительная часть — 17—18 июня). Из окольцованных птенцов успешно покинули дуплянку 79 особей. Из 48 яиц, перевезенных в Звенигород, успешно покинули гнездо 8 особей.

На следующий год (1991) в районе полевого стационара на Куршской косе был проведен тщательный контроль за вернувшимися птицами. Если процент возврата перевезенных мухоловок будет сходным с таковым у птиц местного происхождения, то это явится доказательством отсутствия генетических различий в величине филопатрии у птиц из двух разных популяций, находящихся на расстоянии 1000 км друг от друга. Процент возврата действительно оказался сходным — 5 (для экспериментальной группы) и 4 (для контрольной). Предложенный нами метод перевозки яиц мухоловки-пеструшки из разных популяций в район, где проводится наиболее тщательный контроль за вернувшимися птицами, возможно позволит наконец ответить на вопрос — существуют ли популяционные генетические различия в степени проявления птицами филопатрии.

Следует отметить, что наиболее высокая величина филопатрии у мухоловки-пеструшки отмечается в тех районах, которые более изолированы, например, на Куршской косе и в ограниченных лес-

ных массивах в ФРГ [570] Изолированность биотопа, видимо, способствует тому, что молодые птицы, появившиеся здесь на свет, дольше держатся в районе рождения в послегнездовой период (см. рис. 17) и поэтому имеют больше возможностей установить связь с местом будущего гнездования по соседству с территорией рождения (см. 5.4). Данное предположение подтверждают исследования Зубцовского с коллегами [49]. Сравнивая величину филопатрии у некоторых воробьиных птиц в изолированных местобитаниях (колках смешанного леса площадью 1.5 и 1.7 га, находящихся на расстоянии 500 м от основного лесного массива) и пойменном лесу (на площадке в 3 га) на западе Удмуртской АССР, они обнаружили, что в колках возвращаемость птиц в район рождения составляет у *Luscinia luscinia* 12.9%, а в лесу всего 4.0%, у *Sylvia borin* соответственно 4.3% и 2.9%, у *Phylloscopus trochilus* — 2.4% и 0%, у *Fringilla coelebs* — 15.0% и 2.1%, причем продолжительность пребывания молодых птиц в островных местобитаниях была больше, чем в основном массиве леса. Авторы, как мне кажется, дают совершенно правильное объяснение обнаруженным ими различиям в возвращаемости птиц. Они предполагают, что в первую очередь эти различия связаны с тем, что в колках молодые птицы дольше держатся в районе рождения, чем в сплошном лесу, и поэтому запечатлевают территорию будущего гнездования ближе к месту рождения, что, естественно, повышает их возвращаемость в район рождения на следующий год. В сплошном лесу молодые птицы до наступления периода импринтинга территории успевают дальше расселиться от места рождения, чем птицы в изолированном биотопе (см. 5.4).

Шутов [157], анализируя территориальный консерватизм у некоторых видов на приполярном Урале, пришел к выводу, что у видов, освоивших лишь южную Субарктику (*Anthus pratensis*, *Luscinia svecica*, *Phylloscopus trochilus*, *Emberiza pusilla*), показатель верности гнездовой территории при продвижении к северу снижается (см. табл. 6). У *Carpodacus erythrinus*, проникающей в отдельные точки юга Субарктики, также прослеживается уменьшение уровня консерватизма при продвижении к северу.

Сравнивая степень филопатрии у *Ph. trochilus* в Приобской лесотундре (66° с. ш.), Приладожье (60° с. ш.) и Польше (52° с. ш.) Шутов [156] пришел к выводу, что имеет место ее уменьшение в северном направлении, что, по мнению автора, связано с сокращением продолжительности гнездового сезона по направлению к северу, уменьшением временного интервала между вылетом слетков из гнезд и началом осенней миграции и увеличением доли молодых птиц (в основном из поздних выводков), которые к началу миграции не успевают импринтировать территорию. Действительно, в северных регионах перелетные птицы сталкиваются с дефицитом времени, что может приводить к более раннему уходу птиц из района рождения, чем это наблюдается в центре ареала вида [46]. Однако это не означает, что молодые птицы в этих

районах начинают осеннюю миграцию, не успев запечатлеть территорию будущего гнездования. Сравнивая территориальное поведение у *Ph. trochilus* в Приладожье и на Куршской косе (см. 4.2), мы пришли к выводу, что сроки ухода молодых птиц из района рождения и формирования территориальных связей в этих регионах существенно не отличаются [136]. В северных частях ареала молодые птицы также должны успевать запечатлеть место будущего гнездования до начала осенней миграции, возможно только, что они делают это несколько дальше от места рождения (в радиусе 10—20 км), чем в центре ареала, в результате чего возвращаемость птиц на следующий год непосредственно в район рождения оказывается заметно ниже, чем в других, более южных регионах.

Итак, исходя из теоретических представлений и некоторых данных (см. табл. 6), в районах, расположенных в центре ареала вида, где условия существования наиболее стабильны и численность птиц оптимальна, верность птиц территории рождения и гнездования должна быть наиболее выраженной. В периферийных популяциях, находящихся в менее стабильных условиях существования, доля птиц, проявляющих верность территории, должна быть более низкой, поскольку особи здесь вынуждены чаще менять гнездовые территории. Кроме того, на краю ареала больше может присутствовать особей, склонных к номадизму, за счет которых в первую очередь и обеспечивается расширение границ ареала вида (см. 4.4). Однако в настоящее время пока не получено достаточно убедительных доказательств этому предположению, нужны специальные исследования, чтобы выяснить это достоверно.

1.5. Верность территории у самцов и самок

У большинства птиц существуют половые различия в верности родине и гнездовой территории. У подавляющего числа видов, особенно воробьиных, самцы проявляют большую верность территории, чем самки [529]. Однако у ряда видов (например, *Branta canadensis*, *Chen caerulescens*, многих уток, некоторых куликов), наоборот, самки в сильной степени привязаны к постоянной территории, а самцы склонны к смене территории (табл. 7). У гусей и уток место гнездования, как правило, выбирает самка. Самец весной обычно следует за самкой, с которой установил брачные отношения еще на зимовке [149]. У некоторых куликов (в частности *Actitis macularia*) самка не только выбирает гнездовую территорию, но и охраняет ее от других особей [448]. Самки у этого вида прилетают раньше самцов, выбирают место для гнездования и спариваются с несколькими самцами. Именно этим, по мнению Оринга и Ланка [448], и объясняется, почему самки имеют большую привязанность к постоянной территории, чем самцы, у этого полиандрического вида. У других видов куликов (в частности

Половые различия в верности территории у перелетных видов

Вид	Доля (%) птиц, пойманных в районе				Источник
	рождения		гнездования		
	самцы	самки	самцы	самки	
<i>Aythya fuligula</i>	0.2	11,3	5.0	39.0	[20]
<i>Aythya ferina</i>	0.7	4.1	14.0	54.0	[20]
<i>Bucefala islandica</i>			63.0	75.0	[488]
<i>Bucefala albeola</i>	0.0	13.0			[293]
<i>Branta canadensis</i>	16.6	24.8			[529]
<i>Chen caerulescens</i>			17.8	25.7	[245]
<i>Actitis macularia</i>	16.4	23.4	54.7	58.1	[448]
<i>Numenius americanus</i>	6.7	1.5	67.0	73.0	[474]
<i>Charadrius vociferus</i>			50.0	20.0	[387]
<i>Calidris mauri</i>	3.2	4.3	58.0	49.0	[339]
<i>Calidris minutilla</i>			65.0	38.0	[по: 448]
<i>Calidris temminckii</i>	7.8	8.5	79.0	72.0	[336]
<i>Calidris alpina</i>	11.8	10.6	77.0	71.0	[515]
<i>Phalaropus lobatus</i>	14.8	3.7			[по: 448]
<i>Hirundo rustica</i>			48.0	24.0	[508]
<i>Riparia riparia</i>	17.3	5.6	13.4	10.9	[287]
<i>Iridoprocne bicolor</i>			47.2	21.8	[278]
<i>Luscinia megarhynchos</i>			48.5	22.0	[307]
<i>Phylloscopus trochilus</i>	8.6	1.0	36.0	23.0	[382]
<i>Acrocephalus palustris</i>			26.0	17.4	[266]
<i>Sylvia borin</i>			25.0	6.0	[518]
<i>Emberiza schoeniclus</i>			18.8	7.6	[327]
<i>Zonotrichia leucophrys</i>	9.3	2.5			[181]

Charadrius melodus, *Calidris pusillus*) верность родине и гнездовой территории у самцов и самок выражена в одинаковой степени [по: 448].

Данные, полученные нами на Куршской косе, подтверждают положение о том, что у воробьиных птиц самцы обычно проявляют большую верность району рождения и прежнего гнездования, чем самки (табл. 8).

У млекопитающих, в отличие от большинства птиц, как показал в обзорной работе Гринвуд [303], верность территории характерна для самок, а не самцов. Именно самки у млекопитающих выбирают место, где им размножаться. Самцы же в поисках самки склонны к расселению в новые районы (табл. 9).

Чем обусловлены различия в верности территории у самцов и самок? Выдвигались самые разные предположения. Готро [294] применил теорию доминирования для объяснения возрастных и половых различий в величине дисперсии. Поскольку самцы, как правило, доминируют над самками, поэтому, с его точки зрения, самки больше вынуждены дисперсировать. Однако у некоторых видов птиц (в частности дневных хищников) обычно самки доминируют над самцами, хотя и проявляют большую склонность к

Таблица 8

Верность району рождения и гнездования
у самцов и самок некоторых видов на Куршской косе

Вид	Возраст птиц при кольце- вании	Число околь- цованных птиц		Число пойман- ных птиц в последующие годы		Процент пой- манных птиц	
		самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
<i>Ficedula</i>	Pull.	920	920	90	78	9.8	8.5
<i>hypoleuca</i>	Ad.	256	327	72	49	28.1***	15.0
<i>Phylloscopus</i>	Pull.	451	451	40	26	8.7	5.8
<i>trochilus</i>	Ad.	265	214	16	12	6.0	5.6
<i>Sylvia</i>	Pull.	247	247	31	9	12.6***	3.6
<i>nisoria</i>	Ad.	177	151	16	8	9.0	5.3
<i>Sylvia</i>	Pull.	815	815	18	5	2.2**	0.6
<i>curruca</i>	Ad.	117	108	16	5	13.7*	4.6
<i>Hippolais</i>	Pull.	513	513	22	9	4.3*	1.7
<i>icterina</i>	Ad.	282	279	34	21	12.4	7.5
<i>Carpodacus</i>	Pull.	349	349	3	1	0.9	0.3
<i>erythrinus</i>	Ad.	219	173	33	20	15.1	11.6
<i>Fringilla</i>	Pull.	2930	2930	267	225	9.1*	7.7
<i>coelebs</i>	Ad.	796	1246	116	111	14.6***	9.0

Примечание. * — различия достоверны при $P < 0.05$; ** — при $P < 0.01$; *** — при $P < 0.001$ (критерий χ^2). Число окольцованных птенцов делилось на 2 при допущении соотношения полов 1:1

Таблица 9

Склонность к дисперсии у самцов и самок
среди птиц и млекопитающих (по: Greenwood [303])

Группа животных	Число видов, у которых обнаружена склонность к дисперсии из района			
	рождения		размножения	
	самцы	самки	самцы	самки
Aves	3	21	3	25
Mammalia	45	5	21	2

дисперсии. Кроме того, у многих млекопитающих именно самцы в меньшей степени проявляют верность территории, несмотря на то, что обычно доминируют над самками [303]. В связи с этим предположение Готро кажется сомнительным.

Не обнаруживается достаточно убедительных доказательств и в пользу предположений, объясняющих половые различия в верности территории разной реакцией самцов и самок на колебание таких внешних факторов среды, как погода, кормовые ресурсы, прессинг хищников и т. п. [303]. Хорошо известно влияние плот-

ности популяции на величину дисперсии (см 4.4), однако нет доказательств, что она может быть существенной причиной половых различий у перелетных птиц в проявлении филопатрии.

Некоторые исследователи [по: 303] склонны объяснять бóльшую дисперсию самок у птиц как результат действия механизма избегания инбридинга (близкородственного скрещивания), однако другие ставят такое объяснение под сомнение (см. 4.4). Несмотря на то, что половые различия в дисперсии у некоторых видов, возможно, поддерживаются с помощью эффекта избегания инбридинга, очевидно, что он не может обеспечить существующих различий в величине филопатрии у самцов и самок, которые наблюдаются у многих моногамных видов. Предполагается, что у полигиничных видов (когда на одного самца приходится несколько самок) издержки инбридинга, возможно, больше для самок, чем самцов, вследствие большего вклада в потомство и их более ограниченным репродуктивным потенциям. Если бы избегание инбридинга, считает Гринвуд [303], было единственной причиной для дисперсии, тогда бы у того пола, у которого больше репродуктивные издержки, и была бы больше дисперсия. Но этого не наблюдается у млекопитающих, у которых большинство видов полигинично, а дисперсируют больше самцы, хотя должны были бы больше расселяться самки. У моногамных птиц, с другой стороны, дисперсируют больше самки, хотя издержки инбридинга, возможно, одинаковы для самцов и самок.

Одной из общих особенностей птиц, у которых выражена дисперсия самок, является то, что самцы защищают территорию и ее резервы, которые необходимы для выращивания потомства. Конкуренция между самцами за самку выражается в их способности иметь и защищать лучшую территорию. Самки же, выбирая лучших самцов, тем самым выбирают и лучшую территорию. В связи с этим самцам выгоднее возвращаться в знакомый им район, где они уже имели возможность выбрать лучшую территорию, нежели дисперсировать в новые места, где увеличивается риск остаться без подходящей для гнездования территории. Второй фактор, который может стимулировать к филопатрии самцов, это выбор самки. Самцы, которые дисперсируют, могут остаться без самки, поскольку являются менее конкурентоспособными, по сравнению с самцами-резидентами. Бóльшая же склонность самок к дисперсии может быть результатом поиска самкой «хорошего» самца, т. е. самца, который более активно привлекает самок с помощью пения, токовых полетов, демонстраций и т. п. Как показали наши исследования филопатрии и дисперсии у мухоловки-пеструшки на Куршской косе, самки более склонны к оседанию весной на новых территориях при возвращении в район рождения или гнездования, чем самцы (см. рис. 22). Некоторых самок этого вида обнаруживали в гнездовой сезон на значительном расстоянии (до 570 км) от места рождения или прежнего гнездования. Самцы на таких расстояниях от своей территории оседают значительно

реже (см. 4.2). Среднее расстояние между местом рождения и местом первого гнездования (предгнездовая или нательная дисперсия, см. 4.1) или местами гнездования в разные годы (гнездовая дисперсия) у самок перелетных птиц, как правило, больше, чем у самцов (табл. 10).

Таблица 10

Дальность предгнездовой (нательной) и гнездовой дисперсии у самцов и самок некоторых перелетных видов

Вид	Среднее расстояние дисперсии, м				Источник
	Предгнездовая		Гнездовая		
	самцы	самки	самцы	самки	
<i>Diomedea immutabilis</i>	18	25	4	15	[281]
<i>Branta canadensis</i>			20	12	[529]
<i>Calidris temminckii</i>	359	297			[336]
<i>Calidris mauri</i>			66	138	[301]
<i>Hirundo rustica</i>			30	90	[508]
<i>Delichon urbica</i>	1530	3200			[345]
<i>Ficedula hypoleuca</i>	3400	5180	362	1960	
<i>Oenanthe oenanthe</i>	1012	628			[369]
<i>Luscinia svecica</i>			90	183	[157]
<i>Phylloscopus trochilus</i>	670	925	134	234	[136]
<i>Anthus trivialis</i>	1520	1705	207	641	[329]
<i>Carpodacus erythrinus</i>			320	520	[525]

Некоторые исследователи предполагают, что различия в возвращаемости самцов и самок в район рождения объясняются тем, что молодые самки раньше покидают место вылупления, в связи с чем запечатлевание места будущего гнездования происходит на большем расстоянии от родного гнезда, чем у самцов [573]. Наши данные, однако, не подтверждают это предположение. Как показал анализ 378 повторных поимок самцов и 269 поимок самок *Fringilla coelebs* известного возраста в послегнездовой период стационарными ловушками на Куршской косе, 70% особей (у самцов и самок) покидают район рождения к 50-суточному возрасту. У *Phylloscopus trochilus* 50% самцов покидают район рождения к 37-суточному возрасту, а у самок — к 36-суточному возрасту (для 112 самцов и 163 самок). Кроме того, эта гипотеза не объясняет половые различия, которые наблюдаются в отношении верности гнездовой территории (см. табл. 7, 8).

Итак, наиболее правдоподобной выглядит гипотеза, согласно которой наибольшую верность территории (рождения или гнездования) проявляют особи того пола, который ответственен за ее выбор и охрану. У моногамных и полигиничных видов птиц территорию выбирает, как правило, самец. У полиандрических видов, наоборот, обычно выбирают самки, поэтому они проявляют бóльшую верность территории, чем самцы.

1.6. Возвращаемость птиц на родину в зависимости от даты их рождения

У некоторых перелетных видов было обнаружено, что возвращаемость птиц в район рождения для гнездования существенно зависит от даты их вылупления. Кольцевание молодых *Puffinus puffinus* в Англии показало, что птицы из ранних выводков возвращаются в район рождения в последующие годы значительно лучше, чем из поздних (рис. 3) [461]. Аналогичные различия об-

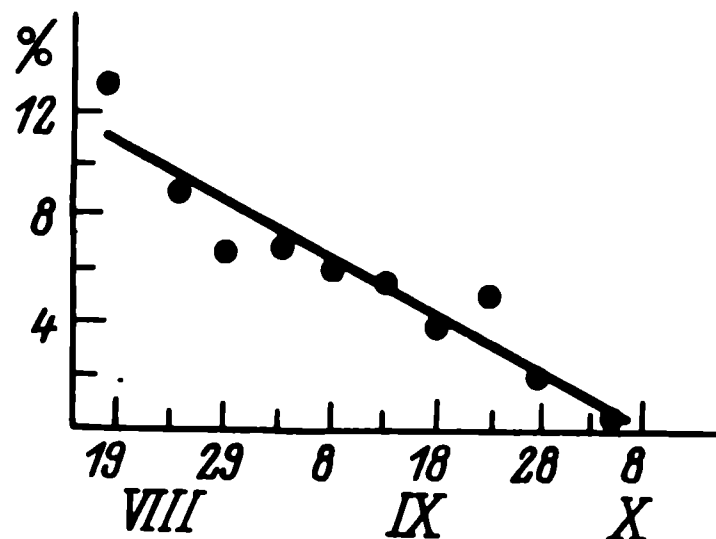


Рис. 3. Возвращаемость *Puffinus puffinus* в район рождения в зависимости от сроков их вылупления [461]

На оси абсцисс — дата вылупления птиц, на оси ординат — доля пойманных в последующие годы птиц

наружены и у некоторых других видов — *Chen caerulescens* в Канаде [244], *Aythya fuligula*, *Anas clypeata* в Латвии [91], *Alcedo atthis* в Окском заповеднике [97], *Delichon urbica* в ФРГ [476]. На Куршской косе мы обнаружили подобный феномен у *Fringilla coelebs* (рис. 4) [121] и *Ficedula hypoleuca* (рис. 5) [134]. У других же видов (в частности *Sylvia nisoria*, *Phylloscopus trochilus*, *Hippolais icterina*) не обнаружено достоверной зависимости возвращаемости птиц от даты их рождения (см. табл. 1).

В чем же основная причина того, что рано родившиеся особи у некоторых видов лучше возвращаются в район рождения, чем поздно родившиеся? Большинство исследователей предполагает, что главная причина подобных различий заключается в разной выживаемости птиц из ранних и поздних выводков. В частности, латвийские орнитологи указывают, что в популяции *Anas clypeata* на оз. Энгурес относительный показатель суммарной выживаемости молодых уток из самых ранних выводков (родившихся до 5 июня) составляет 9.6%, а из самых поздних (родившихся после 26 июня) — 1.3% от числа окольцованных утят [91]. Японский исследователь Ватануки [554] обнаружил, что успех выкармливания птенцов *Larus crassirostris* был ниже в поздних выводках (14%), чем в ранних (31%) и средних (41%). Это связано, по его мнению, с тем, что поздние выводки подвергались более сильному прессу хищничества со стороны другой чайки *L. schistisagus*. Эти чайки охотятся избирательно, выбирая меньших птенцов, которые чаще встречаются в поздних выводках. Перринс [461] предполагает, что у *Puffinus puffinus* поздно родившиеся птенцы меньше получают корма, поскольку сбор его уменьшается из-за сокраще-

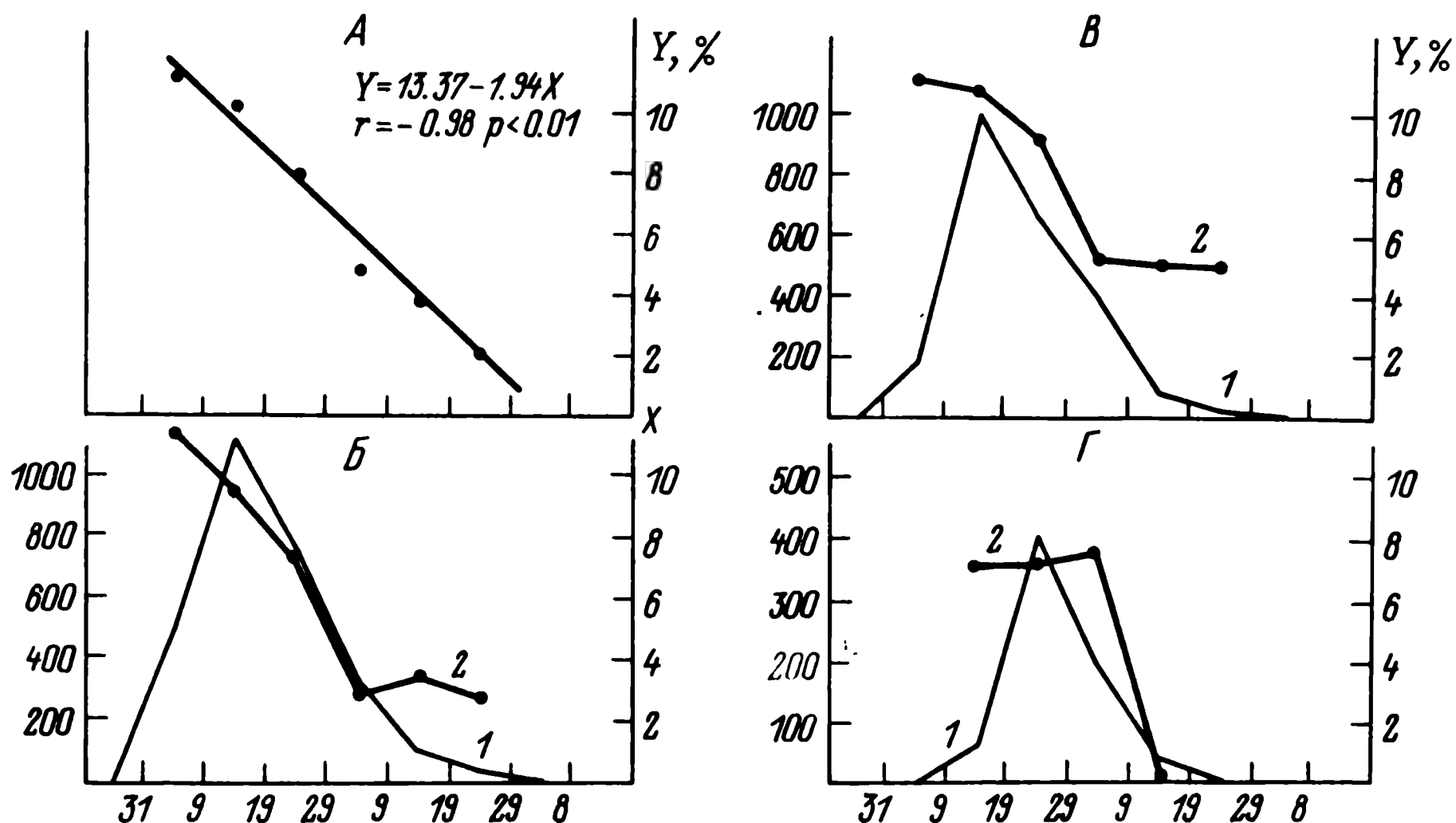


Рис. 4. Возвращаемость *Fringilla coelebs* в зависимости от даты вылупления на Куршской косе:

А — данные за все годы исследования (1959—1987 гг.), Б — для лет с ранними сроками гнездования популяции (1961, 1963, 1964, 1966, 1967, 1972, 1974, 1978, 1979, 1983, 1985, 1986), В — для лет со средними сроками гнездования (1959, 1960, 1962, 1968, 1971, 1973, 1975, 1976, 1977, 1981, 1982, 1984), Г — для лет с поздними сроками гнездования (1965, 1969, 1970, 1980, 1987)

На оси абсцисс — дата вылупления птиц; на оси ординат: слева — количество окольцованных птенцов (1), справа — доля пойманных в последующие годы птиц (2)

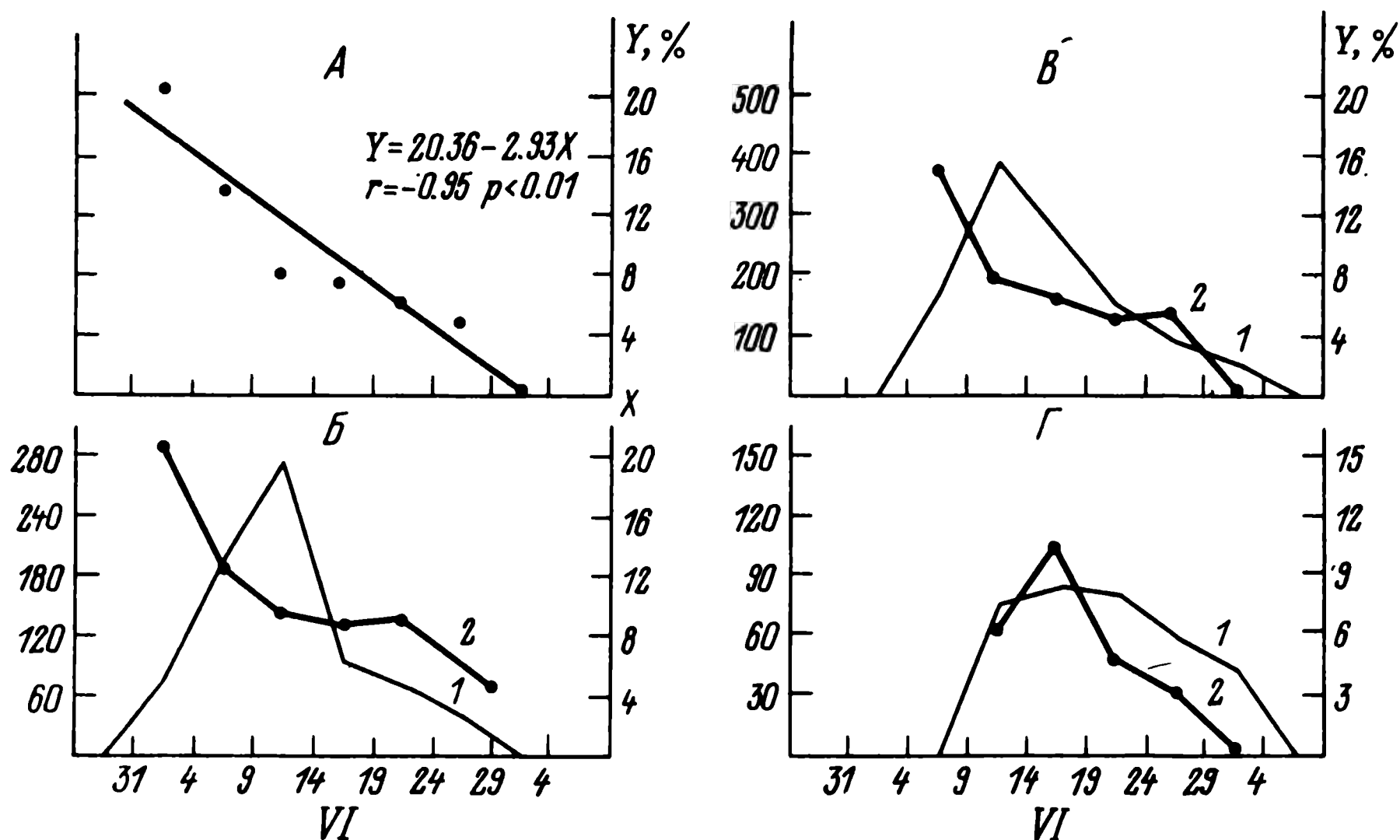


Рис. 5. Возвращаемость *Ficedula hypoleuca* в зависимости от даты вылупления на Куршской косе:

А — данные за все годы исследования (1982—1989 гг.); Б — для лет с ранними сроками гнездования популяции (1983, 1986); В — для лет со средними сроками гнездования (1984, 1985, 1988, 1989); Г — для лет с поздними сроками гнездования (1982, 1987). Обозначения на осях координат как на рис. 4

ния длины дня. На *Parus major* Перринс [460] показал, что слетки большего веса имеют лучшие шансы выжить, чем более легкие.

Мы предполагаем, что птицы, которые гнездятся раньше, выращивают более полноценное потомство, нежели поздно размножающиеся [134]. Рано размножающиеся птицы это, как правило, взрослые особи, которые раньше прилетают весной, чем первогодки, занимают лучшую территорию и имеют опыт гнездования. Именно у таких особей, как показали наши исследования *Ficedula hypoleuca* на Куршской косе, больше размер кладки, выше успешность вылупления птенцов и лучшие темпы их роста (табл. 11). Кроме того, у мухоловки-пеструшки поздно размножающиеся особи чаще всего являются иммигрантами, которые прилетают из других районов и поэтому занимают худшие территории по сравнению с местными птицами. В результате они могут хуже выкармливать своих птенцов, меньше заботиться о них после вылета из гнезда, раньше времени покинуть выводок, что снижает их возвращаемость на следующий год (см. табл. 11).

Таблица 11

Зависимость величины филопатрии от сроков рождения, величины выводка, возраста и происхождения родителей у *Ficedula hypoleuca* на Куршской косе [134]

Состав родительской пары	Число вывод- ков	Дата вылупления птенцов (июнь)	Размер вывод- ка	Общее число птен- цов	Поймано в последующие годы	
					n	%
Один из членов па- ры — местный пер- вогодок Другой неизвестен	39	13.5 ± 7.1	5.5 ± 1.1	214	15	7.0*
Самка местная ≥ 2 лет Самец неизвестен	19	10.6 ± 6.4	6.3 ± 1.3	119	13	10.9*
Самец местный ≥ 2 лет Самка неизвестна	24	13.7 ± 7.9	5.3 ± 1.9	127	12	9.4
Самец и самка неиз- вестны	184	14.0 ± 6.5	5.5 ± 1.0	1006	86	8.5

Примечание. * — доли, различия между которыми достоверны при $P < 0.05$ (критерий χ^2).

В Карелии Зимин [46] не обнаружил у *F. hypoleuca* зависимости величины возврата на родину от сроков вылупления птенцов. К сожалению, отмечает автор, процент возврата птиц в район рождения в исследуемом регионе очень низок, что является серьезным препятствием для анализа различий в выживаемости и возвращаемости птиц из ранних и поздних выводков. Тем не менее, автор приходит к выводу, что при высокой вероятности возврата холодов на севере раннее начало гнездования не всегда бывает успешным, а развитие птенцов из поздних и вторых вывод-

ков нередко проходит при более благоприятных условиях, чем из ранних, поэтому выявленное Лэком [379] правило о повышенной смертности птиц из поздних выводков вряд ли можно считать общим для всех популяций. При неустойчивости среды обитания и резко выраженной сезонности условий, благоприятных для выведения потомства, попытки части особей гнездиться вне периода массового размножения, полагает Зимин [46], могут оказаться полезными для вида тем, что способствуют расширению диапазона возможных сроков гнездования и более полному использованию короткого вегетационного периода, характерного для таежной зоны.

Изучая поведение и экологию *Melospiza melodia* в Канаде, Нол и Смит [440] установили, что молодые птицы из первых выводков осенью и зимой доминируют над птицами из более поздних выводков, а выживаемость доминирующих самцов на 20—35% выше выживаемости самцов-субдоминантов (для самок различия в выживаемости доминантов и субдоминантов составляют 32%).

Помимо выживаемости, важной причиной разной возвращаемости в район рождения птиц из ранних и поздних выводков может быть неодинаковая степень и дальность их дисперсии.

У *Ficedula hypoleuca* на Куршской косе самки, родившиеся после 9 июня, достоверно дальше гнездятся от места вылупления (60% возвратов получено с расстояний более 4 м от родного гнезда), чем самки из более ранних выводков (36%) [134].

Исследователи, работающие с большой синицей, предполагают, что молодые птицы из поздних выводков вытесняются из района рождения более доминантными особями из ранних выводков [260]. В отношении мухоловки-пеструшки этого сказать нельзя. Нет никаких данных, что рано родившиеся мухоловки проявляют какую-либо агрессию по отношению к более поздно родившимся особям. Мухоловки из поздних выводков, как показал анализ поимок меченых особей в послегнездовой период, раньше покидают район рождения, чем из ранних выводков (рис. 6), поэтому они, видимо, запечатлевают территорию будущего гнездования дальше от места рождения, чем рано родившиеся птицы (см. 5.2).

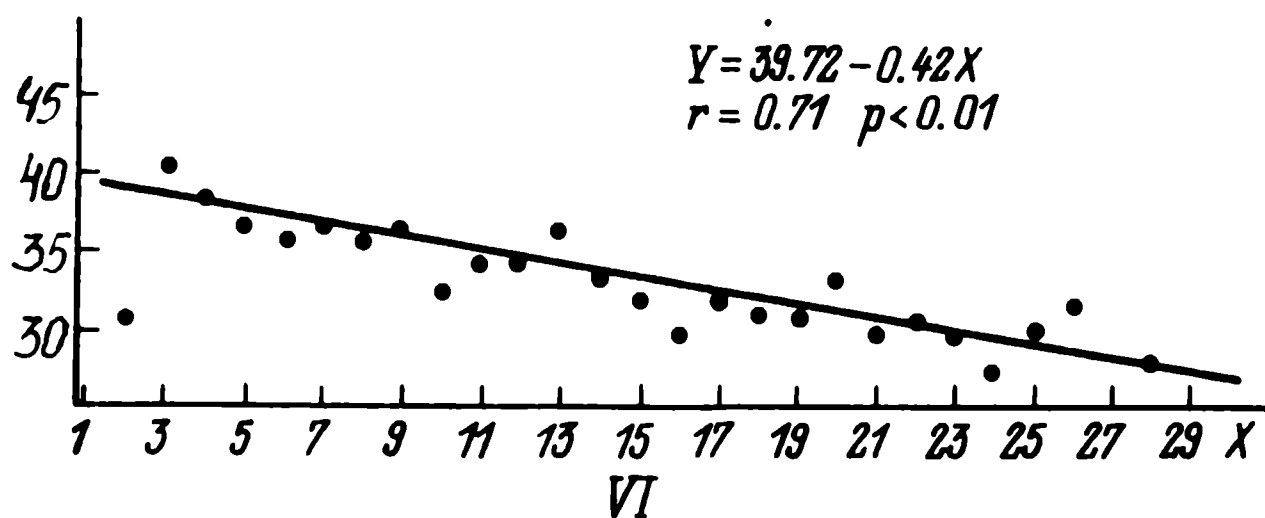


Рис. 6. Зависимость возраста молодых *Ficedula hypoleuca* при первом отлове в послегнездовой период на Куршской косе от сроков рождения.

На оси абсцисс — дата вылупления птиц; на оси ординат — средний возраст птиц, сут

Известно, что птицы из ранних и поздних выводков отличаются не только по степени филопатрии и дисперсии, но и по скорости их развития, темпам линьки (поздно родившиеся птицы обычно линяют быстрее) [153], выраженности и продолжительности миграционного беспокойства и др. [202].

Интересно, что даже среди выкормленных нами вручную зябликов для экспериментов по запечатлеванию территории (см. 5.2 и 5.7) птицы, родившиеся до 20 июня, показали на следующий год лучшую возвращаемость (птицы, выкормленные в 1977 г. — 20% и в 1985 г. — 25%), чем вылупившиеся после этой даты (соответственно 12% и 0%), несмотря на одинаковые условия их содержания и продолжительность пребывания их в контролируемом районе после выпуска на свободу [130]. Это свидетельствует о том, что птицы из ранних и поздних выводков уже первоначально (с момента вылупления) отличаются разной жизнеспособностью, что и отражается на их возвращаемости на следующий год.

Таким образом, основными причинами неодинаковой возвращаемости птиц из ранних и поздних выводков может быть их разная выживаемость или степень дисперсии из района рождения. Повышенная смертность или дисперсия поздно родившихся птиц может быть результатом: 1) физиологической, а, возможно, и генетической неполноценности поздно размножающихся родителей и их потомства, 2) низкой конкурентоспособностью поздно размножающихся родителей (преимущественно первогодков), которые не могут в полной мере обеспечить свое потомство кормом и заботой, 3) повышенного стресса поздно размножающихся родителей и их потомства, 4) ускорения программы по выкармливанию птенцов и слетков у особей, размножающихся в конце гнездового сезона, 5) ускорения программы развития поздно родившихся особей, результатом чего является более ранний отлет их из района рождения и запечатлевание территории будущего гнездования вдали от места рождения, 6) действия внешних факторов — уменьшение необходимого для полноценного развития птенцов корма к концу гнездового периода, сокращение продолжительности кормового дня, ухудшение погодных условий к концу лета, повышенное истребление поздно родившихся птиц хищниками, большая зараженность их паразитами и др.

1.7. Ежегодные изменения показателя филопатрии

Сравнение показателя филопатрии (процент возврата птиц в район рождения) у какого-либо вида в одном и том же месте в разные годы обнаруживает его значительные колебания (табл. 12 рис. 7). У *Fringilla coelebs* на Куршской косе за период с 1959 по 1988 гг. максимальная величина возврата для птиц, окольцованных птенцами, достигала почти 30%, а минимальная — 2% (рис. 7). Средний же процент возврата птиц за этот период со-

Таблица 12

Ежегодные колебания величины филопатрии и верности гнездовой территории у *Ficedula hypoleuca* на Куршской косе

Годы	Средние и ме- дианные сроки вылупления птенцов (июнь)		Число околь- цован- ных птенцов	Поймки птиц в год мечения		Поймки птиц в последующие годы		Местные птицы, размножавшиеся 1 и более сезонов		Иммигранты, размножавшиеся более 1 сезона		Иммигранты, размножавшиеся 1 сезон	
	M	Me	N	n	%	n	%	N	n*	%	N	n*	%
1980	25	24	52	6	11,5	3	5.8	—	—	—	—	—	—
1981	14	13	61	8	13.1	5	8.2	—	—	—	—	—	—
1982	17	15	256	23	9.0	18	7.0	8	3	37.5	—	5	20.0
1983	10	10	295	64	21.7	31	10.5	15	4	26.7	11	12	23.5
1984	16	14	382	55	14.4	32	8.4	39	12	30.8	24	5	8.1
1985	16	16	329	21	6.4	29	8.8	42	15	35.7	22	21	25.0
1986	11	10	470	88	18.7	51	10.9	66	23	34.9	48	16	16.8
1987	25	25	221	7	3.2	11	5.0	82	23	28.0	42	10	13.2
1988	15	13	214	24	11.2	15	7.5	35	11	31.4	24	14	14.7
1989	16	15	333	62	18.6	20	6.0 ⁺	21	7	33.3	24	11	14.1

Примечание. n* — число пойманных в последующие годы особей; + — неполные данные по возвратам.

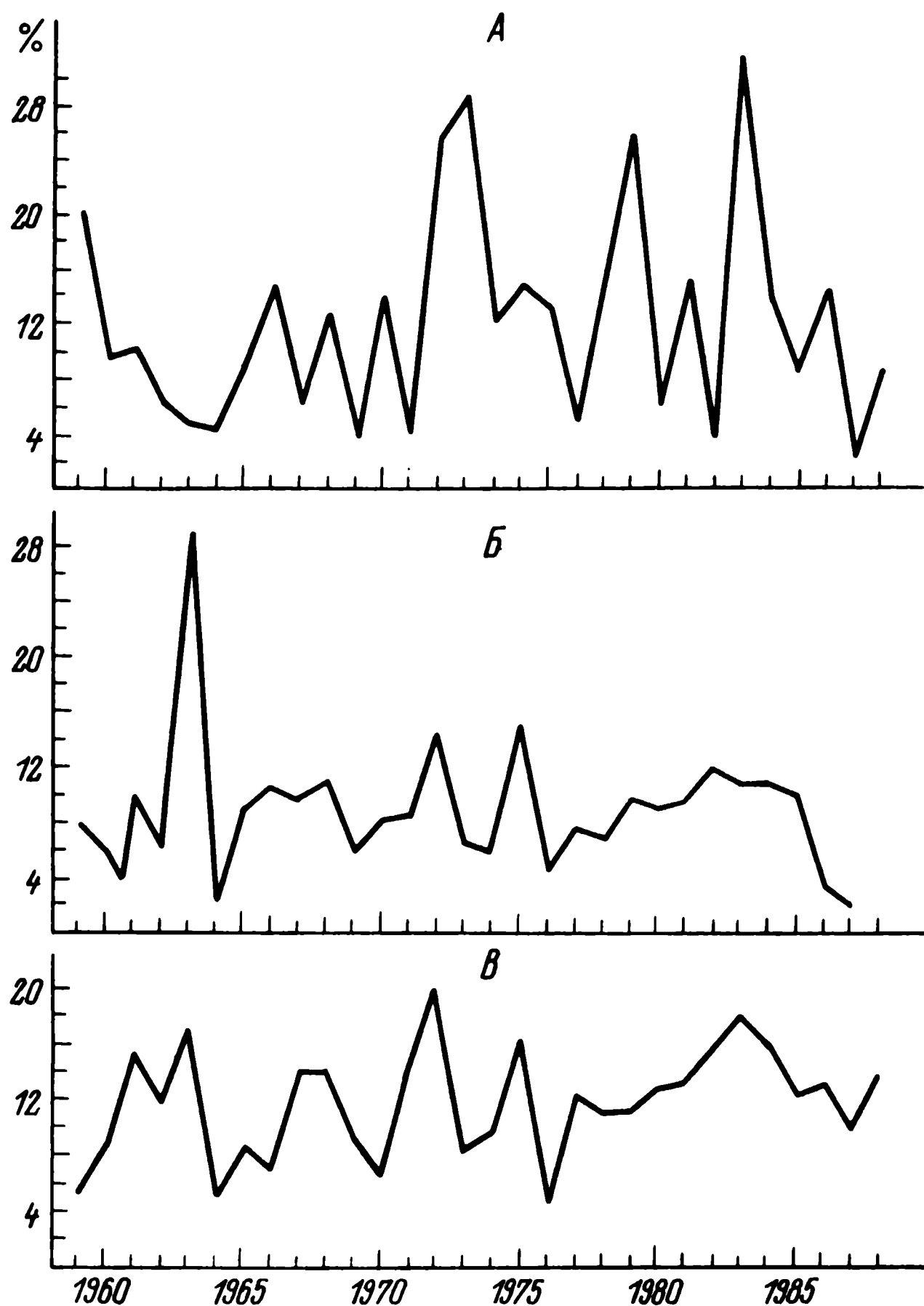


Рис. 7. Ежегодные колебания показателя верности территории у *Fringilla coelebs* на Куршской косе:

А — данные для птиц, окольцованных взрослыми в гнездовой период; Б — для птиц, окольцованных птенцами; В — для птиц, окольцованных молодыми в послегнездовой период. На оси абсцисс — годы кольцевания птиц, на оси ординат — доля пойманных в последующие годы птиц

ставил 9.0 ± 0.98 , а коэффициент вариации (CV) — 55%. Возврат птиц, окольцованных молодыми в послегнездовой период, колебался от 4% до 20%. Средний процент возврата у этих птиц составил 12.0 ± 0.81 , коэффициент вариации — 34%. Сравнение ежегодных колебаний показателя филопатрии у птиц, окольцованных птенцами и молодыми в послегнездовой период, показало, что имеет место достоверная положительная корреляция ($r=0.70$) между ними, что свидетельствует о том, что колебания процента возврата у этих групп птиц вызваны одним и тем же фактором — скорее всего, смертностью. Отсутствие полной корреляции, вероят-

но, объясняется несоответствием объемов выборок птиц, окольцованных птенцами и молодыми в один и тот же год.

Анализируя возвращаемость птиц, родившихся в разные годы, мы установили, что *Fringilla coelebs* и *Ficedula hypoleuca*, окольцованные птенцами или молодыми после вылета из гнезда в годы с ранними сроками размножения популяции, дают достоверно больший процент возврата, чем в более «поздние» годы (рис. 8 и 9, табл. 12). Наибольший процент возврата дают птицы, родившиеся в первой декаде июня в годы с ранними сроками гнездования (см. рис. 4, 5). В поздние годы птицы из ранних выводков дают более низкий процент возврата.

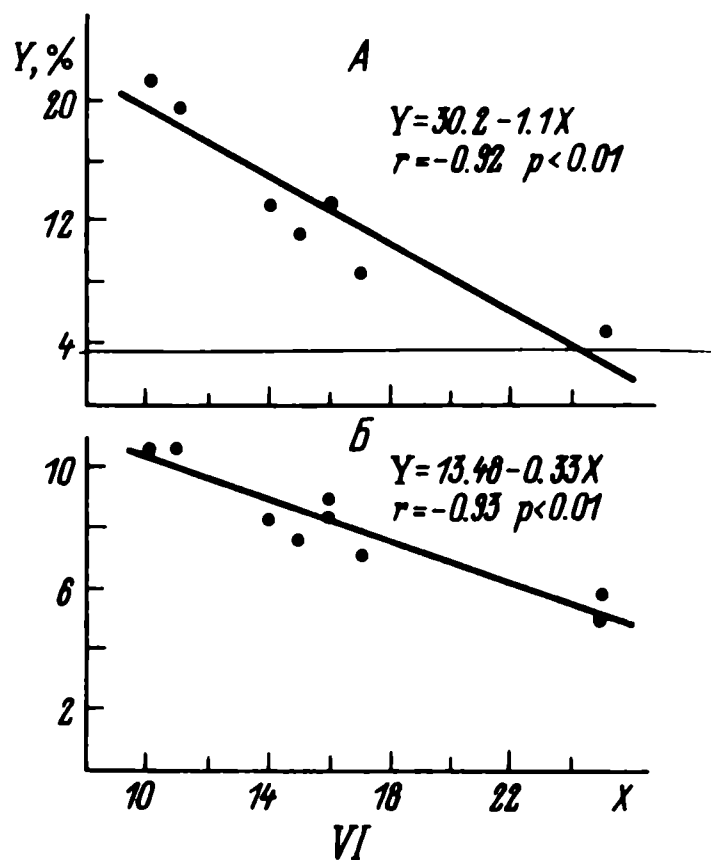


Рис. 8. Возвращаемость *Ficedula hypoleuca* в зависимости от сроков гнездования популяции на Куршской косе:

А — поимки птиц, окольцованных птенцами, в сезон мечения; Б — поимки птиц в последующие годы. На оси абсцисс — средняя дата вылупления птиц, на оси ординат — доля повторных поимок птиц

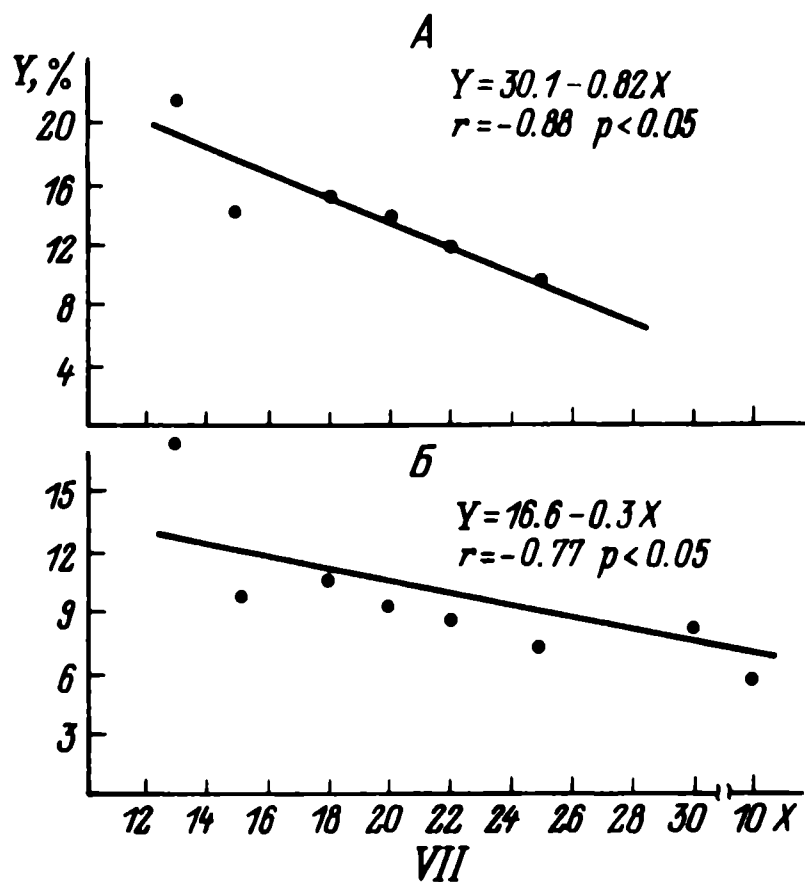


Рис. 9. Возвращаемость *Fringilla coelebs* в зависимости от сроков гнездования популяции на Куршской косе:

А и Б как на рис. 8. На оси абсцисс — средняя дата первых поимок местных птиц, на оси ординат — доля повторных поимок птиц

В чем причина таких существенных колебаний уровня филопатрии в разные годы у этих видов? Тот факт, что в годы с ранними сроками гнездования птицы дают больший процент возврата, чем в годы с поздним размножением, свидетельствует о том, что это связано с успешностью гнездования птиц в эти годы. «Ранние» годы на Куршской косе, как правило, характеризуются лучшими условиями для размножения птиц (выше температура среды, меньше осадков, ранняя вегетация растений, больше насекомых и т. п.). Все это может повышать выживаемость птенцов, слетков и молодых птиц в эти годы. Птицы, родившиеся в холодные и дождливые годы (чаще всего «поздние»), в большей степени подвержены гибели. Так, например, в 1969, 1974 и 1976 гг. во время гнездования птиц на Куршской косе стояла холодная и дождливая

погода, в результате смертность птенцов в гнездах и после вылета была высокой [102]. Зяблики, родившиеся в эти годы, дали наименьший процент возврата в последующие годы (см. рис. 7).

На возвращаемости перелетных птиц отражается и смертность их на зимовках. Исследователи указывают, что в холодные и многоснежные зимы гибнет огромное число птиц. Так, в наиболее суровые зимы в Европе численность мелких воробьиных птиц снизилась на 20—50% [по: 103]. Холода, распространившиеся в январе 1985 г. по всей территории Франции, нанесли существенный ущерб популяциям многих видов птиц, зимующих там [246]. В заповеднике Камарг с 7 по 18 января погибло около 3000 фламинго. Популяции некоторых воробьиных сократились на 90%. В то же время птицы, зимующие в засушливых районах Африки, нередко гибнут от засухи. Ряд исследователей связывает снижение численности некоторых видов перелетных птиц в последнее десятилетие в Европе с увеличением площади Сахары [по: 103]. Все это в значительной степени влияет на величину филопатрии у перелетных птиц в районах гнездования.

1.8. Роль филопатрии в регуляции численности популяции

Выяснение факторов, ответственных за поддержание оптимальной численности особей в популяции, является одной из важнейших задач популяционной экологии. К основным факторам, определяющим численность птиц в популяции, следует относить не только рождаемость и смертность, но также филопатрию и дисперсию. Чаще исследователи анализируют первые два показателя, и это понятно, поскольку именно рождаемость и смертность задают уровень численности популяции. Размножение без ограничивающего воздействия внешних факторов ведет к экспоненциальному росту численности популяции [115], однако в природных популяциях у подавляющего большинства живых организмов (за исключением, пожалуй, человека) рост численности сдерживается многими внешними факторами, повышающими их смертность (ограниченность пищевых ресурсов, воздействие хищников, болезни и др.). По мере роста численности популяции ее увеличение за счет действия этих факторов снижается, и плотность популяции становится оптимальной, точно соответствующей емкости среды, т. е. емкости необходимых для существования ресурсов. Когда рождаемость и смертность компенсируют друг друга, популяция достигает равновесного состояния [115]. Однако в природных условиях популяции редко находятся в равновесном, стабильном состоянии. Как правило, наблюдаются периодические и непериодические колебания численности популяций птиц. Нередко отмечаются долговременные снижения или увеличения численности [103]. Так, после того как в США завезли *Sturnus vulgaris* (120 особей), его численность за 60 лет возросла в миллион раз, но это редкие

случаи [477] В обычных условиях, по расчетам Риклефса [477], потенциальный рост популяций составляет 10—30% у видов с крупным размером тела и медленным темпом воспроизводства и 50—100% у мелких видов с быстрым темпом воспроизводства во время благоприятных лет.

Проведенный нами анализ изменения численности на протяжении 30 лет (с 1959 по 1988 гг.) у 10 перелетных видов, гнездящихся на Куршской косе, показал, что к настоящему времени у *Jynx torquilla*, *Lanius collurio*, *Sylvia nisoria* и *Anthus trivialis* численность популяции в районе исследования (в окрестностях стационара «Фрингилла») сильно снизилась (рис. 10). Уменьшилась и численность *Fringilla coelebs*, наиболее массового и процветающего вида в нашем регионе. Каковы причины столь существенного падения численности гнездовой популяции на Куршской косе у этих видов? В 60—70-е годы было опубликовано много работ о значительном снижении численности у целого ряда видов, в первую очередь хищных и мелких насекомоядных птиц, вследствие сильного загрязнения окружающей среды ядохимикатами (ДДТ, соединениями ртути и др.). Ядохимикаты обладают свойством накапливаться в организме, что ведет, нередко, к гибели не только самой птицы, но и ее потомства [по: 103]. Однако в нашем случае снижение численности гнездовой популяции у указанных видов на Куршской косе, скорее всего, связано с изменением биотопа в районе исследования. Если в первые годы исследования (1959—1964 гг.) в районе полевого стационара «Фрингилла» посадки обыкновенной сосны достигали высоты 0.5—1 м, было много песчаных участков с редкой травой, то к началу 80-х годов сосновый лес существенно вырос (5—8 м), участки полностью заросли травой, преимущественно марьянником и подмаренником. В 1975 и 1984 гг. работниками лесхоза была произведена санитарная чистка и прореживание сосновых посадок. В результате были существенно вырублены можжевельник, мелкая горная сосна, кусты барбариса и шиповника, в которых предпочитали гнездиться *Sylvia nisoria* и *Lanius collurio*. После этого численность данных видов в районе исследования стала катастрофически падать (см. рис. 10). Снижение численности *L. collurio* также, вероятно, связано с зарастанием песчаных участков густой травой, что существенно ухудшило добывание корма (ящериц, кузнечиков и др.) сорокопутами [148]. В Западной Европе численность сорокопути жулана также сильно снизилась в последнее десятилетие. Элленберг [270] приходит к выводу, что пестициды, вероятно, не являются ведущей причиной снижения численности жулана в Центральной Европе, а связано это с современной эвтрофикацией, которая приводит к смене растительного состава, бурному росту и смыканию трав, что затрудняет добывание пищи этим видом. Основными причинами сокращения численности ястребиной славки в ФРГ, по мнению Вассмана [552], являются изменение климата и биотопа, в частности вырубка кустарников. Этот вид

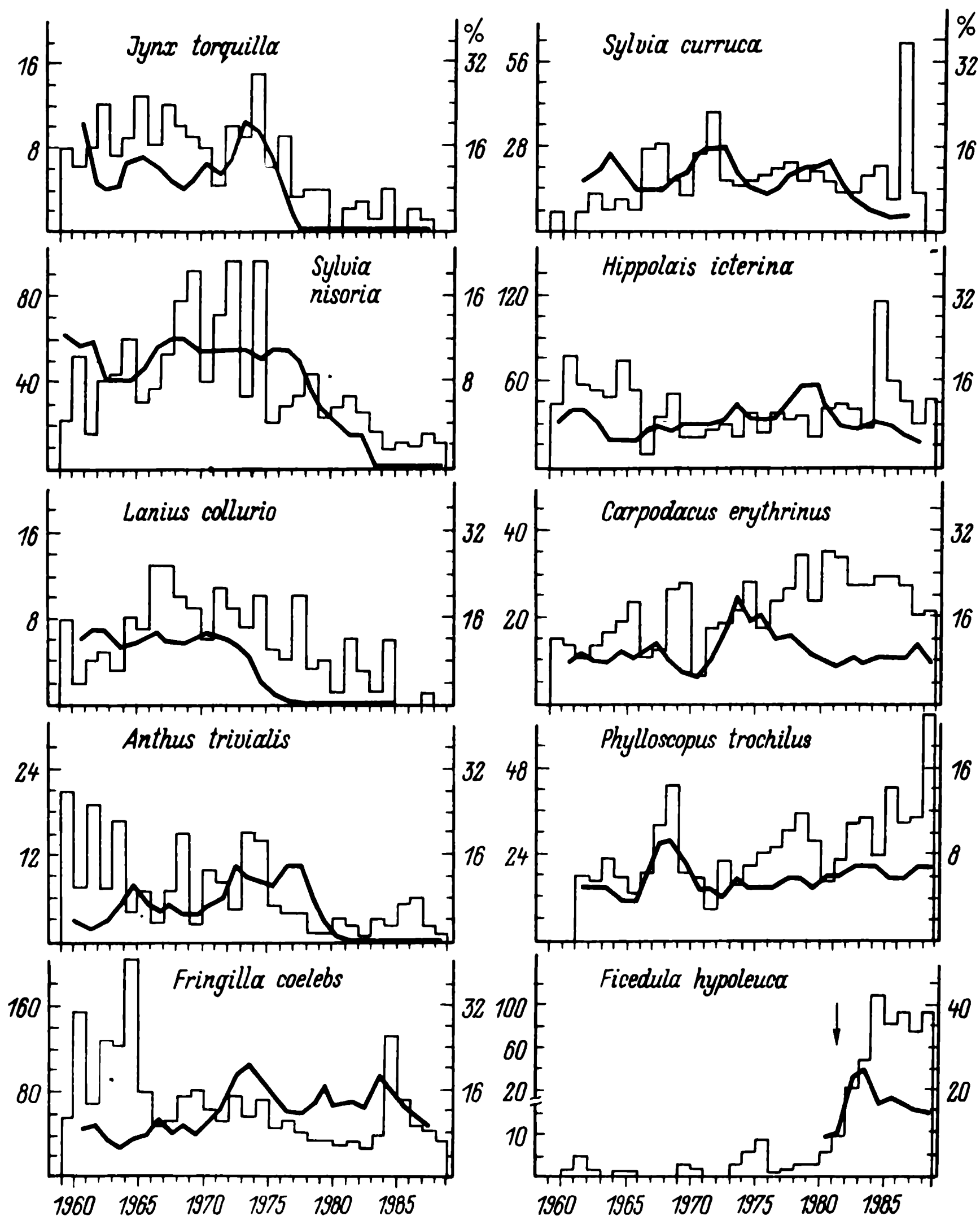


Рис. 10. Изменение численности гнездовой популяции и показателя возвращаемости взрослых птиц у 10 перелетных видов на Куршской косе:

На оси абсцисс — годы кольцевания птиц, на оси ординат: слева — количество пойманных в стационарные ловушки взрослых птиц в период гнездования (гистограмма); справа — доля пойманных в последние годы птиц (кривая, выравненная способом скользящей средней). Стрелка указывает год вывешивания дуплянок в районе исследования

занесен в Красную книгу ФРГ как находящийся на грани исчезновения. В качестве основных мер охраны его предполагаются посадка и сохранение живых изгородей и кустарников, экстенсивное ведение лесного и сельского хозяйства. Снижение численности

Jynx torquilla, *Anthus trivialis* и *Fringilla coelebs* в нашем районе исследования также, вероятно, связано с изменением биотопа. Вертишейке, которая питается преимущественно муравьями, живущими в песке, стало, видимо, трудно добывать корм после зарастания песчаных участков травой. Лесной конек для гнездования предпочитает более открытые участки, поэтому он стал исчезать из нашего района исследования по мере роста лесного покрова. Для зяблика ухудшение условий гнездования связано, по-видимому, с увеличением возраста сосновых посадок в районе исследования. Наибольшая численность зябликов приходилась на период, когда сосновые посадки достигали высоты 1—1.5 м [102].

Как же менялась величина филопатрии с изменением численности популяции у этих видов? Анализ возвращаемости птиц в район рождения и прежнего гнездования в периоды высокой и низкой численности показал, что процент возврата как молодых, так и взрослых птиц наиболее значителен в периоды высокой численности, а наиболее низок в период снижения численности (см. рис. 10, табл. 13). Это свидетельствует о том, что в наиболее стабильный период, когда численность популяции достаточна высока, возвращаемость птиц в район рождения и гнездования достигает максимума. В период же сокращения численности птицы возвращаются достоверно хуже (см. табл. 13). Только у *Fringilla coelebs* снижение численности в районе исследования не привело к уменьшению возвращаемости птиц (см. рис. 10). Вероятно, это объясняется тем, что снижение численности у этого вида не является столь существенным как у *Lanius collurio* или *Sylvia nisoria* [587]. Снижение возвращаемости у *L. collurio*, *S. nisoria* и *Anthus trivialis*, вероятно, в первую очередь связано с тем, что птицы не могут найти подходящих условий для гнездования. Анализируя, какая доля *S. nisoria* из числа пойманных весной остается гнездиться в районе исследования, мы установили, что в период высокой численности она колебалась в пределах 20—70%, тогда как в период снижения численности — от 1 до 20%. Вино-

Таблица 13

Тенденции изменения численности и филопатрии гнездовых популяций у некоторых видов на Куршской косе в разные периоды исследования

Вид	Возраст птиц	Годы	Количество птиц пойманных ловушками			Процент возврата $\bar{X} \pm SE$	Коэффициент корреляции рядов динамики, r	
			Σ	Lim	X		численность	возвращаемость
<i>Jynx torquilla</i>	Ad.	1959—1972	124	4—13	8.9	11.6 ± 3.0	+0.01	—0.25
		1973—1988	63	0—15	3.9	4.4 ± 0.5	—0.77***	—0.66**
	Juv.	—>—	154	2—28	11.0	5.2 ± 1.9	+0.44	—0.27
		—>—	85	0—15	5.3	0.4 ± 0.4	—0.75***	—0.31
	Pull.	—>—	297	0—76	21.2	1.7 ± 0.9		—0.27
		—>—	70	0—18	4.4	0.4 ± 0.4		—0.42

Вид	Возраст птиц	Годы	Количество птиц пойманных ловушками			Процент возврата $X \pm SE$	Коэффициент корреляции рядов динамики, r	
			Σ	Lim	X		численность	возвращаемость
<i>Sylvia nisoria</i>	Ad.	1959—1972	724	15—97	51.7	11.6 ± 1.7	+0.71***	—0.24
		1973—1988	431	8—96	26.9	4.8 ± 1.3	—0.64***	—0.89***
	Juv.	—>—	449	15—73	34.5	7.5 ± 1.3	+0.68***	—0.56*
		—>—	196	0—33	12.2	1.8 ± 1.1	—0.75***	—0.59**
	Pull.	—>—	418	0—82	29.9	6.2 ± 1.4		+0.29
		—>—	1077	0—183	67.4	2.0 ± 0.8		—0.66**
<i>Lanius collurio</i>	Ad.	1959—1972	108	2—13	7.7	10.9 ± 2.0	+0.57*	+0.18
		1973—1988	61	0—10	3.8	1.1 ± 1.1	—0.76***	—0.26
	Juv.	—>—	160	1—23	11.4	0.6	+0.30	
		—>—	68	0—23	4.2	0.0	—0.57*	
	Pull.	—>—	209	0—49	14.9	0.5		
		—>—	328	0—57	20.5	0.3		
<i>Anthus trivialis</i>	Ad.	1959—1972	131	2—21	9.4	6.6 ± 2.4	—0.50	+33
		1973—1988	68	0—15	4.2	4.4 ± 2.2	—0.57*	—0.55*
	Juv.	—>—	367	8—45	26.2	1.0 ± 0.5	+0.23	—0.07
		—>—	302	2—74	18.9	1.6 ± 0.7	—0.43	—0.69***
	Pull.	—>—	65	0—20	4.6	2.6 ± 1.8		+0.56
		—>—	135	0—27	8.4	0.2 ± 0.2		0.31
<i>Fringilla coelebs</i>	Ad.	1959—1972	1254	48—204	89.6	10.4 ± 1.7	—0.39	+0.11
		1973—1988	788	27—131	49.3	14.0 ± 2.2	+0.03	—0.31
	Juv.	—>—	4623	90—767	330.2	11.2 ± 1.2	—0.57*	+0.33
		—>—	4493	93—483	280.8	12.5 ± 0.9	+0.68***	+0.43
	Pull.	—>—	1499	20—275	107.1	9.9 ± 1.7		+0.04
		—>—	4360	16—935	272.5	7.8 ± 1.0		—0.29
<i>Sylvia curruca</i>	Ad.	1959—1972	204	1—40	15.7	9.9 ± 2.0	+0.77***	+0.39
		1973—1988	314	11—62	19.6	7.9 ± 2.0	—0.27	—0.50
	Juv.	—>—	454	9—108	32.4	1.4 ± 0.8	+0.51*	—0.39
		—>—	2153	24—241	96.3	1.7 ± 0.4	+0.17	+0.09
	Pull.	—>—	209	0—42	16.1	1.7 ± 0.9		—0.13
		—>—	1421	28—305	134.6	1.5 ± 0.3		—0.01
<i>Carpodacus erythrurus</i>	Ad.	1959—1972	237	7—28	16.9	9.8 ± 2.1	+0.26	—0.45
		1973—1988	437	18—36	27.3	11.3 ± 2.2	+0.08	—0.42
	Juv.	—>—	41	0—12	2.9	2.4	—0.52	
		—>—	147	0—27	9.2	0.0	+0.45	
	Pull.	—>—	82	0—18	5.9	0.0		
		—>—	616	13—98	38.5	0.7		
<i>Hippolais icterina</i>	Ad.	1959—1972	607	11—78	43.4	7.7 ± 1.0	—0.67***	—0.31
		1973—1988	680	21—118	42.5	9.4 ± 1.7	+0.42	—0.50
	Juv.	—>—	359	4—59	25.6	8.5 ± 2.8	—0.41	+0.34
		—>—	939	4—127	58.7	8.6 ± 1.5	+0.26	—0.56*
	Pull.	—>—	269	0—62	19.2	3.0 ± 2.3		—0.08
		—>—	757	3—112	47.3	2.7 ± 0.7		—0.46
<i>Phylloscopus trochilus</i>	Ad.	1961—1972	250	9—41	20.8	6.0 ± 1.7	—0.07	—0.04
		1973—1988	494	16—69	30.9	8.5 ± 2.4	+0.66**	—0.25
	Juv.	—>—	1350	28—238	112.5	6.0 ± 1.2	+0.28	—0.10
		—>—	7409	120—975	463.1	7.8 ± 0.4	+0.56*	+0.50
	Pull.	—>—	106	0—27	8.8	7.0 ± 3.1		—0.24
		—>—	813	6—130	50.8	7.6 ± 1.4		—0.42

Примечание. * — коэффициент корреляции достоверен при $P < 0.05$; ** — при $P < 0.02$; *** — при $P < 0.01$

градова [28] сообщает, что из 6 самцов ястребиной славки, занявших территорию в 1984 г., 5 не образовали пар и покинули ее, переместившись в какой-то другой район.

Таким образом, у перелетных птиц филопатрия играет важную роль в регуляции численности популяции. Высокий уровень филопатрии обеспечивает поддержание оптимальной численности популяции преимущественно за счет птиц со сходным генотипом. Такие популяции должны быть более стабильными по сравнению с популяциями, состоящими в основном из иммигрантов, поскольку приток их в разные годы обычно сильно колеблется. Сокращение численности популяции у перелетных видов, как показали наши данные, сопровождается снижением возвращаемости птиц как в район рождения, так и прежнего гнездования. В ряде случаев это может привести, как, например, с *Sylvia nisoria* на Куршской косе, к исчезновению локальной популяции.

1.9. Влияние плотности популяции на величину филопатрии

Принято считать, что высокая плотность, как правило, оказывает негативное воздействие на выживаемость животных. В первую очередь это касается млекопитающих. Исследователи, работающие с лабораторными популяциями грызунов, обнаружили, что при высокой численности особей выживаемость их снижается, даже если было достаточно корма, воды и мест для устройства гнезда [151]. Был сделан вывод, что причиной этого является стресс, создаваемый перенаселенностью. Она ведет к ряду физиологических аномалий: сокращению темпов размножения, увеличению смертности эмбрионов, задержке полового созревания, повышению восприимчивости к болезням и др. [151]. Реакция на перенаселенность стала рассматриваться многими исследователями в качестве механизма саморегуляции численности популяции.

Фактов о влиянии высокой плотности популяции на выживаемость птиц в литературе имеется довольно мало. Лэк и Ключвер [379, 367] установили, что успешность выкармливания птенцов и выживаемость молодых птиц у *Parus major* зависит от плотности популяции. В Латвии на оз. Энгурес Михельсон с коллегами [92] обнаружили, что *Aythya fuligula*, родившиеся на островах с высокой плотностью, больше подвержены гибели после подъема на крыло, чем родившиеся в местах с низкой плотностью. У *Lagopus scoticus* высокая численность популяции увеличивает зимнюю смертность птиц [366]. Некоторые исследователи считают, что высокая плотность приводит к повышенной дисперсии птиц из популяции и даже инвазиям (массовому выселению) у ряда видов — *Parus ater*, *P. montanus*, *Aegithalos caudatus*, *Nucifraga caryocatactes* (см. 4.3)

Если высокая плотность популяции увеличивает смертность или дисперсию молодых птиц из района рождения, то величина филопатрии в такой популяции должна снижаться. Проанализировав возвращаемость птиц в район рождения и размножения в периоды высокой, умеренной и низкой численности у некоторых перелетных видов на Куршской косе, мы обнаружили, что наибольшая возвращаемость птиц приходится на периоды высокой, а не низкой численности (см. табл. 13, рис. 10). Вероятно, это объясняется тем, что в период высокой численности в нашем районе исследования были наиболее оптимальные условия для гнездования этих видов. Несмотря на высокую численность, все вернувшиеся птицы, вероятно, имели возможность найти подходящее для гнездования место. Нет доказательств того, что тот или иной гнездящийся в нашем районе исследования вид имел такую высокую плотность, что столкнулся с проблемой перенаселения. Даже у наиболее массового на косе вида *F. coelebs* с высокой плотностью гнездования (около 200 пар на 1 км²) возвращаемость птиц в район рождения и размножения была высокой даже в те годы, когда численность его была максимальной (см. рис. 10). Вообще у птиц в природе, вероятно, редко наблюдаются такие высокие плотности, при которых появляются негативные последствия, аналогичные таковым у грызунов в условиях перенаселения. Кроме того, многие виды птиц, особенно колониальные (альбатросы, бакланы, цапли, чайки, чистики и др.), чрезвычайно толерантны к скученности.

Некоторые исследователи предполагают, что у птиц имеется механизм саморегуляции численности, при котором избыток особей после удачного размножения элиминируется [92, 103], после же неудачного размножения выживаемость особей, наоборот, увеличивается. Саморегуляция численности гнездовых популяций у некоторых видов уток (*Aythya fuligula*, *Anas clypeata*) на оз. Энгурес, как установили латвийские исследователи, выражается преимущественно в изменении выживаемости молодых птиц в зависимости от численности популяции в период гнездования [92]. По мере увеличения плотности гнездовой популяции выживаемость молодых уток снижается. Элиминация молодых птиц происходит либо в районе рождения, либо на путях пролета и на зимовке. Авторы предполагают, что в течение первых месяцев после вылупления на выживаемость молодняка наибольшее влияние оказывает конкуренция за места гнездования внутри относительно небольших групп гнездящихся самок. Уровень смертности в значительной степени определяется конкурентоспособностью особи [92].

Предположение о существовании механизма саморегуляции численности популяции у перелетных воробьиных птиц, благодаря которому избыток появившихся на свет особей в наиболее благоприятные для размножения годы снимается их повышенной смертностью, было высказано Паевским [103] по данным отлова *Frin-*

gilla coelebs и *Phylloscopus trochilus* на Куршской косе. Согласно этому предположению, после удачного размножения, сопровождающегося появлением большого количества молодых птиц, не должно наблюдаться существенного повышения численности размножающихся первогодков в исследуемом районе на следующий год, поскольку смертность их будет больше, чем в обычный год. Мы рассмотрели этот вопрос, добавив материалы отловов последующих лет и расширив количество исследованных видов. Сравнивая численность молодых птиц, пойманных в послегнездовой период в стационарные ловушки на Куршской косе на территории стационара «Фрингилла» (что является хорошим показателем успешности гнездования популяции в данном году), с численностью первогодков, пойманных на следующий год в гнездовой период в том же районе, мы обнаружили, что между этими показателями существует положительная связь: чем больше появилось на свет птиц в данном году, тем больше их приступит к гнездованию на следующий год (рис. 11). После года с удачным размножением доля первогодков среди гнездящихся на следующий год птиц, как правило, увеличивается (рис. 31). Конечно, могут быть случаи, когда после удачного в отношении гнездования года численность вернувшихся птиц будет низкой из-за высокой смертности их на пролете или зимовке. Так, например, в 1964 г. размножение у зяблика на Куршской косе было таким же удачным, как и в 1963 г., если судить по числу пойманных в стационарные ловушки молодых птиц в послегнездовой период (в 1963 г. поймано 767, а в 1964 — 619 особей). Тем не менее процент возврата их на следующий год сильно отличался — 17.3 у окольцованных в 1963 г. и 4.7 — в 1964 г. (см. рис. 7). Птенцы, окольцованные в 1963 г., дали 29% возвратов в район рождения, а в 1964 г. — только 1.9%. Птицы, помеченные взрослыми, дали соответственно 10% и 4.4%. Низкая возвращаемость зябликов после удачного гнездования в 1964 г., видимо, связана с высокой смертностью их во время зимовки.

Таким образом, нами не обнаружено, что высокая плотность популяции негативно влияет на величину филопатрии у воробьиных птиц, гнездящихся на Куршской косе. Даже, наоборот, птицы, родившиеся в благоприятный для гнездования год, когда численность молодых птиц в послегнездовой период существенно возрастает, дают больший процент возврата, чем после неуспешного года.

Бергеруд [190], изучавший колебание численности у *Lagopus lagopus* в Канаде, пришел к выводу, что уровень смертности куропаток в период между сезонами размножения в малой степени зависит от плотности их популяций в это время. Обследовав 11 популяций у этого вида, автор обнаружил, что годовые колебания численности этих популяций в первую очередь зависят от степени успешности размножения птиц. В 9 случаях размер весенних популяций куропаток показал линейную зависимость от их размера предыдущей осенью.

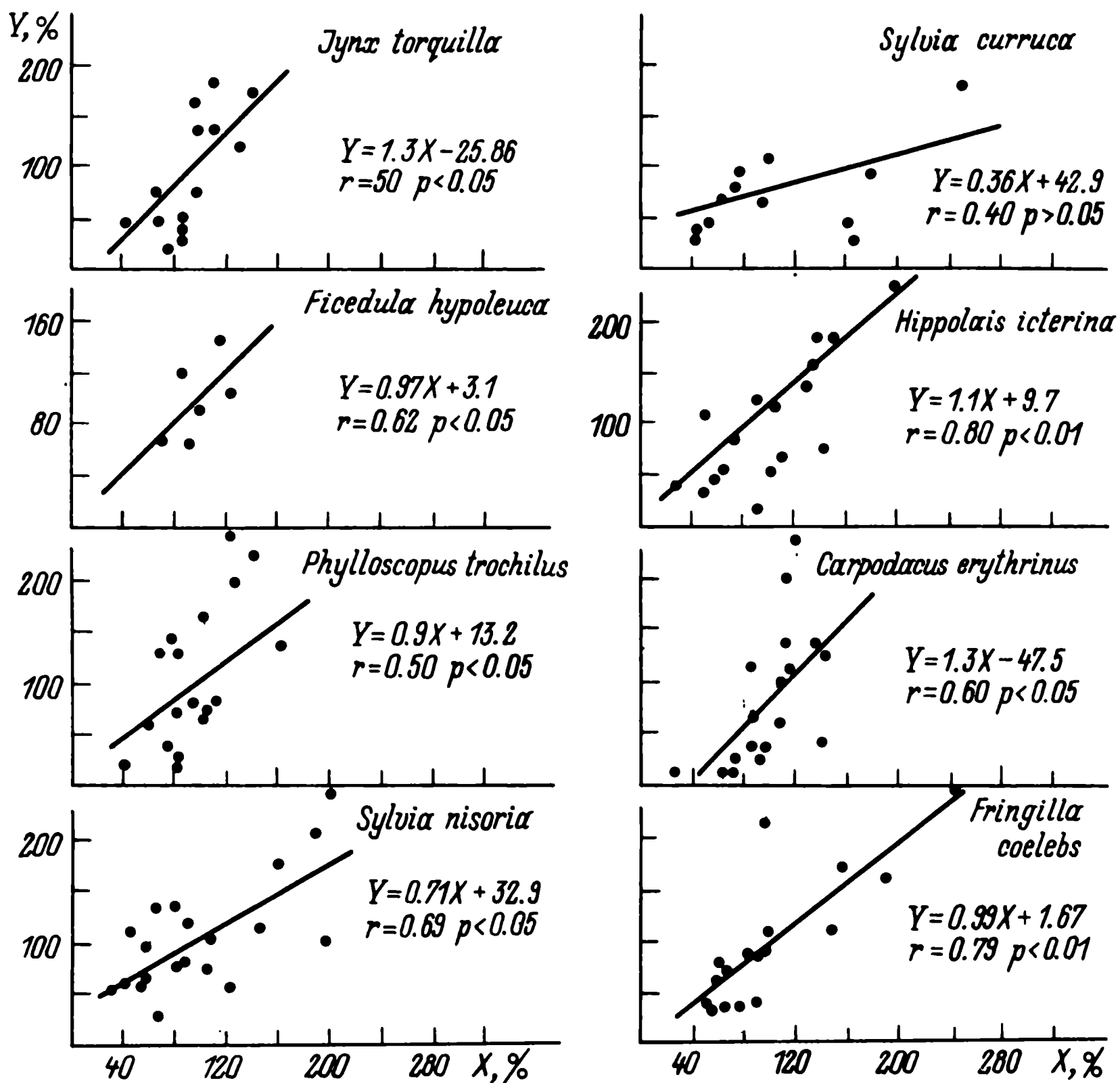


Рис. 11. Связь между численностью молодых птиц в послегнездовой период и численностью гнездящихся птиц в популяции на следующий год у некоторых видов на Куршской косе

На оси абсцисс — численность птиц, пойманных на следующий год в ловушки в гнездовой период; на оси ординат — численность молодых птиц, пойманных в ловушки в послегнездовой период. Абсцисса и ордината — доля от среднего количества пойманных за сезон птиц

Вероятно, как у оседлых, так и у перелетных видов (в первую очередь воробьиных) уровень численности популяции в большей степени определяется успешностью размножения птиц, нежели действием особого механизма саморегуляции, реагирующего на изменение плотности популяции.

1.10. Величина филопатрии и проблема локальных популяций у перелетных птиц

Под локальной популяцией обычно понимают совокупность свободно скрещивающихся особей, населяющих достаточно ограниченную территорию [79]. Для локальной популяции характерен

свой генофонд, т. е. специфический набор генов, отличный от такового другой популяции. Если гнездовое население птиц на достаточно изолированной территории долгое время поддерживается преимущественно за счет местных, родившихся на этой территории особей, то тогда можно предполагать существование в этом районе локальной популяции.

В 1920 г. на основании первых данных кольцевания птиц Говард [342] выдвинул концепцию «строгого гнездового консерватизма», согласно которой практически все выжившие птицы у перелетных видов возвращаются в район рождения и прежнего гнездования. Эта концепция в то время получила широкое распространение и послужила основой для выработки «теории микропопуляции» у птиц [54, 109]. Так, Майр [78] приводит в качестве примера, подтверждающего существование изолированных микропопуляций, две группы зябликов, отличающихся местным диалектом так называемого «дождевого сигнала», разделенных участком железнодорожных построек шириной всего в 500 м в окрестностях Штутгарта (ФРГ). В нашей стране сторонники микропопуляций (местных популяций) считали, что подавляющее большинство взрослых птиц и первогодков у ряда перелетных видов (*Delichon urbica*, *Sturnus vulgaris*, *Ficedula hypoleuca* и др.) возвращается в район прежнего гнездования и рождения в пределах небольшого лесного массива, парка, озера, острова и т. п. [1, 54, 75, 109]. С их точки зрения, местная популяция из года в год занимает конкретную, достаточно ограниченную территорию и пополняется главным образом за счет своих потомков. Находки же окольцованных птиц вдали от мест рождения они склонны были рассматривать как исключение.

Одновременно в нашей стране появились оппоненты концепции микропопуляций у птиц. Основным противником этой концепции выступил Мальчевский [81]. Занимаясь кольцеванием лесных воробьиных птиц на территории Савальского лесхоза в Воронежской области и в пригородной зоне г. Ленинграда, он пришел к прямо противоположному выводу относительно возвращаемости птиц в район рождения [81]. Из 1229 птенцов 29 видов, окольцованных на гнездах. Мальчевскому удалось обнаружить в последующие годы в районе кольцевания (Савальский лесхоз) всего лишь 5 особей в период гнездования. На основании этих данных он пришел к выводу, что у подавляющего большинства видов воробьиных микропопуляция в основном пополняется не за счет собственной молодежи, а за счет иммигрантов из других районов [82, 83]. Следовательно, нельзя говорить, считал Мальчевский, о какой-либо генетической обособленности локальных популяций у птиц. Этой точки зрения он придерживался до конца своих дней. Более того, благодаря его авторитету, представление о постоянном и широком обмене молодыми особями у воробьиных птиц в пределах довольно большой территории (радиусом в сотню километров и более) прочно укоренилось в сознании целого ряда

орнитологов. Это привело к острой и, к сожалению, непродуктивной полемике среди отечественных орнитологов, изучающих территориальные связи птиц. Одни из них считали, или продолжают считать, что у большинства перелетных птиц лишь небольшая доля особей (1—4%) возвращается для гнездования в район рождения, тогда как другие утверждают, что на родину возвращается значительная часть птиц [129].

Проведенный нами анализ данных кольцевания 14 видов воробьиных птиц, гнездящихся на Куршской косе, показал, что у одних видов действительно лишь незначительная доля особей размножается в узколокальном районе рождения, в то время как у других большинство выживших к весне особей возвращается для гнездования в район рождения (см. табл. 4). В дальнейшем мы рассмотрим, почему наблюдаются такие существенные различия в величине филопатрии между видами, гнездящимися в одном и том же районе (см. 5.2). Сейчас обсудим возможность существования микропопуляций на Куршской косе у тех видов, у которых большинство особей возвращается для гнездования в район рождения. Возьмем, к примеру, *Fringilla coelebs*, занимающего доминирующее по численности положение среди гнездящихся на косе воробьиных птиц. Формирование гнездового населения у этого вида в исследуемом районе, как показал анализ повторных поимок окольцованных птиц, происходит преимущественно за счет особей местного происхождения [128]. На долю иммигрантов приходится не более 10% особей. Означает ли это, что в районе исследования (вокруг стационара «Фрингилла») мы имеем дело с микропопуляцией зяблика, которая в какой-то степени генетически отличается, скажем, от такой же микропопуляции, находящейся в 10 км от нее. Численность гнездящихся зябликов в исследуемом районе (площадью около 2 км²) достаточно высока — около 1000 особей [42], чтобы поддерживаться на стабильном уровне длительное время без притока иммигрантов, преимущественно за счет птиц местного происхождения. Расчеты эффективной величины популяции, сделанные в настоящее время для ряда перелетных воробьиных птиц, показали, что эта величина составляет порядка 10²—10³ особей [182]. Согласно концепции локальных популяций, если между двумя группами особей, населяющих соседние территории, достаточно длительное время существует изоляция (физическая — водное пространство, горы и т. п., биотопическая и др.), то в них должны накапливаться генетические различия в первую очередь за счет образования мутаций. В этом случае эти группы особей можно было бы рассматривать в качестве локальных популяций, однако на Куршской косе между разными ее частями нет такой изоляции. Вдоль всей косы (протяженностью почти 100 км) тянется сплошная полоса леса, пригодного для гнездования зяблика, поэтому, несмотря на высокую степень филопатрии у этого вида, нет основания предполагать, что на Куршской косе имеется несколько генетически изолированных локальных популяций зяб-

лика. Можно предполагать лишь существование генетически обособленной популяции всей косы, насчитывающей приблизительно 30 тысяч зябликов, в связи с ее почти островной изолированностью [128].

Вообще вопрос о существовании у птиц локальных популяций остается до сих пор открытым. Неясно, каковы размеры реальных популяций у птиц в природе, насколько они изолированы. Некоторые исследователи, в частности Бэйкер [177, 178] считают, что например, у оседлого подвида *Zonotrichia leucophrys nuttalli* существуют локальные популяции, расположенные в нескольких километрах друг от друга в штате Калифорния (США), каждая из которой имеет свой песенный диалект. Благодаря этому обмен особями между соседними популяциями ограничен, поскольку самки, как показал Бэйкер с коллегами, при выборе партнера для гнездования предпочитают самцов с «родным» напевом, который они запечатлевают в раннем возрасте, еще находясь в районе рождения. Это приводит, по мнению авторов, к существенному ограничению генного потока между двумя популяциями зонотрихий. Проведя специальный биохимический анализ с помощью электрофореза, они получили доказательства, что эти популяции отличаются по аллельным частотам нескольких локусов энзимов. Это показывает, что две популяции с разными песенными диалектами в какой-то мере генетически изолированы, однако оппоненты этих работ во главе с Баптистой [181] подвергли серьезной критике выводы Бэйкера. Основываясь на данных кольцевания птенцов в этих популяциях, они пришли к выводу, что многие молодые птицы, расселяясь в послегнездовой период, пересекают границу между этими популяциями. Такой обмен особями, по их мнению, должен нивелировать какие-либо генетические различия между этими популяциями. Только дальнейший генетический анализ этих популяций может прояснить, действительно ли они являются изолированными локальными популяциями.

На существование локальных популяций с разными песенными диалектами у некоторых воробьиных птиц, в частности *Fringilla coelebs*, указывают и другие исследователи, в первую очередь Симкин [119] и Султанов [137], однако вопрос о генетической изолированности этих популяций также остается открытым.

Джонсон и Мартен [354] изучали электрофоретическую изменчивость белков, кодируемых 41 локусом, у 208 *Empidonax difficilis* из 11 популяций в США. В большинстве популяций генетическая изменчивость была велика. Генетические дистанции между популяциями были малы и варьировали от 0.0003 до 0.0033 условных единиц. Авторы пришли к выводу, что для континентальных популяций характерны умеренно высокие генные потоки (около 10 иммигрантов на поколение), но популяция на о. Санта-Каталина принимает лишь 0.09 иммигранта на поколение, что делает ее в сильной степени изолированной.

У буревестника *Calonectris diomedea* наблюдается широкая

клина некоторых морфологических признаков. Для этого вида характерна строгая приуроченность к определенным колониям, так что можно было ожидать существования у него высокой степени изоляции между колониями и незначительных генных потоков между ними [589]. Изучение электрофоретической изменчивости белков у 145 особей с Азорских островов, Сицилии и Сардинии, кодируемых 36 локусами (6 из которых оказались полиморфными) показало наличие межпопуляционной генетической дифференциации. Генные потоки между колониями, измеренные как число мигрантов на поколение, варьировали от 4 до 19 особей. Среднее генетическое расстояние между двумя средиземноморскими колониями и атлантической колонией составляло 0.006, что типично для межподвидовых расстояний у птиц.

Таким образом, проблема локальных популяций у птиц до сих пор остается нерешенной. Возможно, что она не будет решена до тех пор, пока не будут созданы более совершенные и точные методы анализа генетической изменчивости популяции.

1.11. Наследуется ли у перелетных птиц склонность к филопатрии?

Все сложные формы поведения птиц имеют генетическую основу [144]. Поведение птиц, связанное с выбором, запоминанием и нахождением территории, тоже, вероятно, находится под генетическим контролем (см. 5.6).

Хаартман [314], изучая территориальные связи у *Ficedula hypoleuca* в Финляндии, пришел к выводу, что есть особи, в первую очередь самки, которые склонны к номадизму, т. е. постоянной смене мест гнездования. Причем доля таких особей, как считает автор, тем больше, чем ближе к краю ареала находится популяция.

Анализируя верность территории у мухоловки-пеструшки на Куршской косе, мы обнаружили, что действительно некоторые особи, в основном самки, предпочитают менять места гнездования из года в год [134]. Например, одна самка в 1985 г. загнездилась в 2250 м к юго-западу от места предыдущего гнездования; в 1986 г. она размножалась в 14500 м к юго-западу от прошлогоднего места, а в 1987 г. — в 195 м к северо-востоку от предыдущего места размножения (табл. 14). Две другие самки, окольцованные взрослыми на Куршской косе во время гнездования, в последующие годы были обнаружены на гнездовании в Эстонии (около 450 км к северо-востоку).

Сравнивая возвращаемость мухоловок, чьими родителями были местные птицы, проявившие верность району рождения, и родители-иммигранты, среди которых могли присутствовать особи, склонные к номадизму, мы не обнаружили между ними достоверных различий в степени филопатрии (см. табл. 11). Это не исключает, однако, что у «местных» родителей и у родителей-иммигран-

Дальность и направленность предгнездовой (натальной) и гнездовой дисперсии у отдельных особей *Ficedula hypoleuca* при первом и последующих гнездованиях на Куршской косе

Пол	Возраст птиц при кольцевании	Расстояние (м) и направленность дисперсии					
		1	2	3	4	5	6
♂	Pull.	3800 NE	130 NE	1970 SW	2300 SW	100 SW	—
♂	Pull.	100 NE	170 NE	320 SW	250 SW	—	—
♂	Pull.	1000 SW	150 SW	50 SW	30 SW	—	—
♂	Pull.	1925 SW	450 NE	150 NE	—	—	—
♂	Pull.	3430 SW	110 NE	40 SW	—	—	—
♂	Pull.	4130 SW	230 NE	0	—	—	—
♂	Pull.	300 SW	200 NE	180 NE	—	—	—
♂	Pull.	875 SW	100 NE	75 SW	—	—	—
♂	Pull.	4320 NE	800 NE	70 SW	—	—	—
♂	Pull.	4150 SW	0	0	—	—	—
♂	Pull.	4180 SW	175 SW	1030 NE	—	—	—
♂	Pull.	1550 NE	2250 NE	3275 SW	—	—	—
♂	Pull.	370 NE	370 SW	3035 NE	—	—	—
♂	Pull.	3050 SW	730 NE	325 SW	—	—	—
♀	Pull.	1540 SW	100 SW	1360 NE	—	—	—
♀	Pull.	8030 NE	—	200 SW	200 NE	—	—
♀	Pull.	6800 SW	180 NE	—	280 SW	—	—
♀	Pull.	7500 NE	2500 SW	930 NE	—	—	—
♀	Pull.	490 SW	185 NE	8325 NE	—	—	—
♀	Pull.	5450 SW	250 NE	575 SW	—	—	—
♂	Ad.	—	200 SW	100 NE	75 SW	0	—
♂	Ad.	—	0	120 SW	2800 SW	—	—
♂	Ad.	—	500 SW	200 NE	400 NE	630 SW	—
♂	Ad.	—	500 SW	0	115 NE	—	—
♂	Ad.	—	80 SW	80 SW	500 NE	—	—
♂	Ad.	—	1600 NE	1600 WS	1054 NE	—	—
♂	Ad.	—	90 NE	0	260 NE	—	—
♂	Ad.	—	0	470 NE	850 SW	50 NE	—
♂	Ad.	—	0	550 NE	170 NE	—	—
♂	Ad.	—	500 SW	100 NE	250 SW	—	—
♀	Ad.	—	2250 SW	14500 SW	195 NE	—	62 NE
♀	Ad.	—	3450 SW	90 NE	250 NE	1150 SW	—
♀	Ad.	—	620 SW	90 SW	650 NE	485 SW	—
♀	Ad.	—	180 NE	1380 SW	1300 NE	—	—

Примечание. 1 — расстояние (и направленность) между местом рождения и местом первого гнездования птицы; 2—6 — расстояние между местом предыдущего и последующего гнездования; 0 — возвращение птицы для гнездования в прежнюю дуплянку.

тов не могут рождаться особи с разной склонностью к филопатрии и дисперсии. В популяции обычно существует полиморфизм в отношении многих наследуемых признаков, вполне возможно его проявление и в отношении такого признака, как верность птиц территории. Имеется много фактов, что даже птицы из одного выводка нередко имеют разную дальность после- и предгнездовой (натальной) дисперсии (см. 4.1. и 4.2). Например, у мухоловки-пеструшки из одного выводка (5 птенцов), окольцованного в

нашем районе исследования, на следующий год были обнаружены на гнездовании 4 особи (табл. 15). Две из них (самцы) загнездились в 285 и 290 м от родного гнезда, 1 самка — на расстоянии 4670 м и 1 самец — на расстоянии 3800 м. Из другого вывода

Таблица 15

Дальность и направленность расселения сиблингов
у *Ficedula hypoleuca* на Куршской косе

Число птенцов в гнезде	Число пойманных в последующие годы самцов и самок		Расстояние (м) и направленность расселения птиц от места рождения
5	3	1	285 SW, 290 SW, 3800 SW, 4670 SW
7	2	1	640 SW, 3430 SW, 1720 SW
7	1	2	7000 NE, 1200 SW, 4060 SW
7	1	2	2900 SW, 1700 SW, 1900 NE
6	2	1	1500 SW, 3500 SW, 1800 NE
6	1	2	1300 SW, 1080 SW, 6460 SW
8	1	1	5500 NE, 500 NE
8	2	0	1605 SW, 4130 SW
8	2	0	6120 NE, 6680 NE
8	0	2	300 SW, 6800 NE
8	1	1	515 SW, 8155 NE
7	0	2	3410 SW, 9000 NE
7	2	0	3870 SW, 4150 SW
7	1	1	300 SW, 9500 SW
7	0	2	5000 NE, 7400 SW
7	0	2	3200 NE, 8900 NE
7	1	1	4300 SW, 13000 SW
7	1	1	4700 SW, 4500 NE
7	2	0	80 NE, 220 SW
7	2	0	200 SW, 1265 SW
7	0	2	420 SW, 1449 NE
7	2	0	1686 NE, 3470 NE
7	0	2	2325 SW, 3000 SW
7	2	0	75 SW, 3490 NE
7	1	1	1430 SW, 11100 NE
7	2	0	100 NE, 2200 NE
6	1	1	3150 SW, 7500 NE
6	2	0	875 SW, 3900 SW
6	1	1	200 NE, 8030 NE
6	2	0	1300 SW, 3280 SW
6	1	1	2400 SW, 3520 SW
6	2	0	370 NE, 7500 SW
6	1	1	1700 NE, 6200 SW
6	0	2	420 NE, 4120 NE
6	2	0	3400 NE, 3800 NE
6	1	1	14700 SW, 3600 SW
6	1	1	4000 SW, 12250 NE
6	2	0	350 NE, 1480 SW
6	1	1	370 NE, 1830 NE
6	1	1	3160 SW, 2650 NE
6	2	0	700 NE, 2880 SW
5	0	2	200 SW, 8200 NE
4	1	1	570 SW, 1540 SW
4	1	1	2650 SW, 2300 SW
4	1	1	1250 SW, 25750 SW
2	0	2	2875 SW, 20730 SW

(7 птенцов) вернулись 3 птицы. Один самец загнезвился на расстоянии 7000 м к северо-востоку от места вылупления, 2 самки на расстоянии 1200 и 4060 м юго-западнее родного гнезда (см. табл. 15). Вероятно, различия в распределении мест гнездования относительно места рождения у птиц из одного выводка в первую очередь объясняются тем, что они имели разную подвижность в период, когда у них происходило запечатлевание территории будущего гнездования.

Гринвуд с коллегами [305] обнаружили, что у *Parus major* наблюдается сходство между потомством и родителями в дальности дисперсии между местом рождения и местом первого гнездования. Они интерпретируют свои результаты как доказательство наследуемости рассматриваемого поведенческого признака. Однако другие исследователи, в частности Ноордвик [442], считают, что семейное сходство в дальности дисперсии может возникать из-за ограниченности возможных вариантов наблюдений и зависеть от размеров контролируемой площади и характера распределения искусственных гнездовий. Вильбасте и Лейвитс [584], изучая дисперсию большой синицы в Эстонии, установили, что тенденции к различиям дальности расселения между выводками больше, чем внутри выводка. По их мнению, это вызвано генетическим сходством птенцов одного выводка и совместным их передвижением в начале послегнездовой дисперсии.

Берг [16] указывает, что еще в 30-е годы генетиками было показано, что частоты аллелей различны у мигрирующих и немигрирующих особей у плодовых мух *Drosophila melanogaster*. Изучая расселение плодовых мух генетик Сакаи [по: 19] обнаружил, что дикие мухи показывают большую склонность к дисперсии, чем лабораторные, причем склонность к перемещению проявляла лишь часть особей, другие особи оставались «оседлыми». Креславский [67] предполагает, что мигранты должны характеризоваться более высоким уровнем гетерозиготности по изоферментам по сравнению с оседлыми особями. Современные методы электрофоретического разделения изоферментов дают возможность сравнивать генотипы расселяющихся и оседлых особей в популяции. В частности, Майерс и Кребс [по: 19] с помощью данного метода выявили, что в популяции полевых *Microtus pennsylvanicus* особи, склонные к расселению («бродяги»), отличались от оседлых особей («домоседов»), по меньшей мере, по двум локусам, а один редкий гомозиготный генотип был обнаружен только среди «бродяг». Кребс [по: 19] выдвинул гипотезу, согласно которой в основе ряда поведенческих различий в популяциях мелких млекопитающих лежит генетический полиморфизм. Эта гипотеза предполагает, что подчиненные особи, как правило, расселяются, а доминирующие — нет, причем различия между ними считаются предопределенными генетически.

Итак, несмотря на отсутствие прямых доказательств существования у птиц наследственно закрепленной склонности к фило-

патрии или дисперсии можно предположить, что эти поведенческие признаки все же контролируются генетически. По крайней мере, контролируется подвижность молодых птиц в послегнездовой период, в результате чего одни особи практически не расселяются из района рождения, другие уходят на небольшие расстояния, а третьи успевают преодолеть сотни километров, прежде чем установят связь с территорией будущего гнездования (см. 4.1, 4.2 и 5.2). Тот факт, что одни виды более филопатричны, чем другие, свидетельствует о том, что в процессе эволюции вида шел отбор особей, склонных к филопатрии или, наоборот, к дисперсии, что было бы невозможным, если бы эти поведенческие реакции не наследовались. Благодаря наличию в популяции генетически запрограммированных на оседлость или расселение особей, создается возможность для достаточно быстрой перестройки и адаптации популяции к меняющимся условиям среды. В настоящее время экспериментально показано, что с помощью направленного отбора удивительно быстро можно создать у некоторых видов птиц оседлое поколение особей или, наоборот, перелетное. Известно, что у целого ряда видов, в частности *Turdus merula*, *Erithacus rubecula*, *Sylvia atricapilla*, в одной популяции существуют как оседлые, так и перелетные особи. Исследователи, работающие на орнитологической станции в Радольфцелле (ФРГ), провели серию экспериментов по скрещиванию в неволе таких особей [200, 204, 208]. Брачные пары подбирались так, чтобы активные в миграционном отношении особи спаривались с неактивными. В случае с *S. atricapilla* было получено 75 гибридов первого поколения, среди которых у 38% особей проявилось миграционное беспокойство и соответствующая ориентация [530]. Селекция среди частичных мигрантов позволила увеличить долю мигрантов. Уже в первом поколении партнеры-мигранты дали 83% мигрирующего потомства, во втором — 92%. Оседлые партнеры в 1 поколении дали 52%, во 2 — 70%, в 4 — 90% оседлых особей, причем наследственность признака оседлости выражена более сильно у самцов. При скрещивании перелетных и оседлых особей у *E. rubecula* было обнаружено, что в группе потомков родителей-мигрантов было больше особей с выраженным миграционным поведением (89%), а в группе потомков оседлых родителей мигрантов было меньше (53%) [208]. Исследователи пришли к выводу, что частичная миграция у этих видов есть проявление генетического полиморфизма (точнее, диморфизма), вследствие которого даже сиблинги могут резко отличаться по степени миграционной активности.

Глава 2

ВЕРНОСТЬ ПТИЦ ГНЕЗДОВОЙ ТЕРРИТОРИИ

Многочисленные данные кольцевания доказывают, что у большинства перелетных видов птиц существует постоянство мест гнездования. Из 280 проанализированных нами видов по данным мировой литературы у 275 обнаружена в той или иной степени верность гнездовой территории (см. табл. 3). Эти виды относятся к разным отрядам и семействам, ведут различный образ жизни, совершают разные по дальности миграции, имеют разную выживаемость и продолжительность жизни и, несмотря на все это, обладают сходным для всех стремлением размножаться на знакомой им территории.

2.1. Степень привязанности птиц к месту прежнего гнездования

Многие исследователи указывают на то, что птицы проявляют к гнездовой территории значительно бóльшую верность, чем к территории, на которой они родились, поэтому обычно процент возврата перелетных птиц в район прежнего гнездования заметно выше, чем в район рождения (табл. 16). Рассмотрим некоторые примеры верности птиц гнездовой территории.

Более 30 лет проводится кольцевание *Ciconia ciconia* на территории ГДР [250]. Почти 55% взрослых аистов гнездится в том же самом гнезде (до 19 лет подряд) или поблизости. Некоторые птицы в течение жизни гнездятся в нескольких (до 6), но одних и тех же гнездах попеременно. Смена гнезд происходит либо из-за неудачного гнездования в предыдущий год, либо по причине действия каких-то внешних факторов беспокойства. Из молодых птиц только около одной трети размножается в районе рождения (в радиусе 5 км от родного гнезда). Большинство приступает к гнездованию вне района рождения.

В районе Гудзонова залива (Канада) на протяжении многих лет проводится кольцевание *Chen caerulescens* [245]. Из 858 самок и 818 самцов, помеченных в гнездовой период, 221 (25.7%) самка

**Величина филопатрии и верности гнездовой территории
у мигрирующих видов**

Отряд, вид	Район кольцевания птиц	Процент возврата птиц в район			Источник
		Р	К	Г	
Sphenisciformes					
<i>Pygoscelis adeliae</i>	Антарктида	20.4		73.7	[539]
Procellariiformes					
<i>Puffinus puffinus</i>	Англия	16.0			[461]
<i>P. tenuirostris</i>	Тасмания, о. Фишера	42.0			[506]
<i>Diomedea immutabilis</i>	Гавайские о-ва	26.0			[281]
<i>Oceanodroma leucorhoa</i>	США			57.0	[557]
<i>Catharacta lonnbergi</i>	Антарктида, о. Анверс	4.3		69.0	[453]
Ciconiiformes					
<i>Ciconia ciconia</i>	ГДР			55.0	[250]
Anseriformes					
<i>Anas platyrhynchos</i>	США, Айова	14.3			[209]
—»—	Польша			38.0	[588]
<i>A. strepera</i>	Канада, Манитоба	2.4			[212]
<i>A. clypeata</i>	СССР, Латвия	12.0		42.5	[90]
<i>Aythya fuligula</i>	СССР, Латвия	11.3		39.0	[90]
<i>A. ferina</i>	СССР, Латвия	4.1		54.0	[20]
<i>Bucephala clangula</i>	Швеция			42.0	[265]
—»—	Канада, Британская Ко- лумбия			70.0	[488]
<i>B. islandica</i>	Канада, Брит. Колумбия	0.5		65.0	[488]
<i>B. albeola</i>	Канада, Брит. Колумбия	19.0		44.0	[293]
<i>Clangula hyemalis</i>	СССР, Ямал			72.7	[586]
<i>Aix sponsa</i>	США, Мэн		10.0		[234]
<i>Somateria mollissima</i>	Канада, Квебек			17.4	[475]
<i>Mergus serrator</i>	СССР, Черноморский зап.			16.8	[2]
<i>Chen caerulescens</i>	Канада, Гудзонов залив	25.7		22.0	[245]
<i>Branta canadensis</i>	Канада		21.0		[529]
Falconiformes					
<i>Milvus milvus</i>	Англия	38.6			[435]
<i>Pandion haliaetus</i>	США		15.5		[583]
<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	США, Аляска			25.0	[337]
Gruiformes					
<i>Crex crex</i>	Голландия			11.7	[164]
<i>Fulica atra</i>	Дания	11.2		12.9	[286]
Charadriiformes					
<i>Haematopus ostralegus</i>	ФРГ			32.0	[328]
<i>Charadrius hiaticula</i>	ГДР	10.0		79.5	[по: 515]
<i>Ch. dubius</i>	ФРГ	1.5		38.0	[509]
<i>Ch. alexandrinus</i>	ФРГ	5.5			[по: 515]
—»—	Швеция	28.6		83.3	[356]
<i>Ch. melodus</i>	США, Массачусетс	23.0		68.9	[318]
<i>Ch. vociferus</i>	Канада, Манитоба	4.2		38.7	[387]
<i>Tringa glareola</i>	СССР, Ямал			50.0	[586]
<i>Actitis hypoleucos</i>	Англия	5.0	25.0	56.0	[338]
<i>Calidris mauri</i>	США, Аляска	9.1		53.2	[339]
<i>C. pusilla</i>	Канада, Манитоба	7.0		46.0	[301]
<i>C. alpina</i>	Финляндия	11.0		27.7	[515]
<i>C. temminckii</i>	СССР, Ямал			46.2	[586]
<i>C. ptilocnemis</i>	СССР, Чукотка			75.0	[140]

Отряд, вид	Район кольцевания птиц	Процент возврата птиц в район			Источник
		Р	К	Г	
<i>Bartramia longicauda</i>	США, Висконсин	3.3		30.0	[162]
<i>Recurvirostra avosetta</i>	Англия	20.0			[230]
<i>Numenius phaeopus</i>	Канада, Манитоба			39.0	[511]
<i>Stercorarius parasiticus</i>	СССР, Ямал			77.8	[586]
<i>Larus argentatus</i>	Шотландия	30.6			[248]
<i>L. canus</i>	СССР, Эстония	41.0		90.0	[114]
<i>L. fuscus</i>	Нидерланды			70.4	[520]
<i>L. delawarensis</i>	Канада, Онтарио			38.0	[213]
<i>Rissa tridactyla</i>	Англия	11.0			[465]
<i>Sterna hirundo</i>	США, Нью-Йорк	14.3			[261]
<i>Anous stolidus</i>	Пуэрто-Рико			88.0	[238]
<i>Fratercula arctica</i>	Англия, о. Мей	18.8			[323]
Cuculiformes					
<i>Cuculus canorus</i>	Англия	6.7		13.6	[по: 85]
Apodiformes					
<i>Apus apus</i>	СССР, Окский зап.	4.0		40.0	[61]
<i>Selasphorus platycercus</i>	США, Колорадо			48.0	[232]
Coraciiformes					
<i>Alcedo atthis</i>	СССР, Окский зап.	2.5			[97]
<i>Merops apiaster</i>	Франция			34.0	[389]
Piciformes					
<i>Jynx torquilla</i>	СССР, Куршская коса	1.5	5.0	14.3	
Passeriformes					
<i>Alauda arvensis</i>	Англия	10.6		66.5	[256]
<i>Eremophila alpestris</i>	СССР, Ямал			38.5	[586]
<i>Hirundo rustica</i>	Швеция			33.0	[165]
—»—	США, Нью-Йорк	2.0		40.0	[508]
<i>Delichon urbica</i>	ФРГ	25.0			[476]
<i>Riparia riparia</i>	Англия	11.5		31.0	[340]
<i>Progne subis</i>	США, Техас	2.0		35.0	[223]
<i>Iridoprocne bicolor</i>	США, Миннесота			34.5	[278]
<i>Troglodytes aedon</i>	США	2.8		30.7	[361]
<i>Telmatodytes palustris</i>	США, Вашингтон	11.0		17.1	[590]
<i>Ficedula albicollis</i>	ФРГ	3.6	9.1	31.4	[395]
<i>F. hypoleuca</i>	ФРГ, Нижняя Саксония	5.2		29.0	[570]
<i>Saxicola rubetra</i>	ФРГ	6.5		38.5	[494]
<i>S. torquata</i>	ФРГ	15.0		33.0	[335]
<i>O. oenanthe</i>	СССР, Ямал			22.2	[586]
<i>Phoenicurus ochruros</i>	Швеция			22.0	[167]
<i>Ph. phoenicurus</i>	Нидерланды	6.0		38.0	[484]
<i>Luscinia luscinia</i>	Польша			38.0	[216]
<i>L. svecica</i>	Польша, ФРГ	5.6		48.0	[252, 534]
<i>L. megarhynchos</i>	ФРГ			35.0	[307]
<i>Calliope pectoralis</i>	СССР, Тянь-Шань	2.2		18.8	[66]
<i>Erithacus rubecula</i>	СССР, Псковская обл.			1.0	[33]
<i>Turdus iliacus</i>	СССР, Псковская обл.	1.3	2.6	17.6	[33]
<i>T. philomelos</i>	СССР, Псковская обл.	1.2	1.6	13.5	[33]
<i>T. pilaris</i>	СССР, Псковская обл.	1.8		6.8	[33]
<i>Acrocephalus palustris</i>	Франция	3.1		35.3	[266]
<i>A. scirpaceus</i>	Англия	12.9			[237]
<i>Hippolais icterina</i>	СССР, Куршская коса	3.5	10.0	8.0	
<i>Sylvia borin</i>	Финляндия			15.2	[518]
<i>S. atricapilla</i>	ФРГ	7.3		40.8	[173]
<i>S. communis</i>	Шотландия	3.0		25.1	[467]

Отряд, вид	Район кольцевания птиц	Процент возврата птиц в район			Источник
		Р	К	Г	
<i>S. surruca</i>	СССР, Куршская коса	1.6	2.0	11.0	
<i>S. nisoria</i>	СССР, Куршская коса	8.0	8.0	10.6	
<i>Phylloscopus borealis</i>	СССР, Коми АССР	3.7		15.0	[155]
<i>Ph. collybita</i>	СССР, Ямал			28.6	[586]
<i>Ph. trochilus</i>	Англия	5.0		31.0	[382]
<i>Ph. trochiloides</i>	СССР, Тянь-Шань			10.5	[66]
<i>Ph. inornatus</i>	СССР, Тянь-Шань	6.0		28.0	[66]
<i>Anthus trivialis</i>	Бельгия	4.6		37.4	[329]
<i>A. pratensis</i>	СССР, Ямал			20.8	[586]
<i>Motacilla alba</i>	Финляндия	2.5			[385]
<i>M. cinerea</i>	СССР, Тянь-Шань	1.3		40.0	[66]
<i>M. personata</i>	СССР, Тянь-Шань	8.0		62.5	[66]
<i>Prunella modularis</i>	СССР, Псковская обл.		1.1	27.0	[33]
<i>P. montanella</i>	СССР, Ямал			41.7	[586]
<i>Lanius collurio</i>	СССР, Куршская коса	0.6	1.0	9.0	
<i>L. senator</i>	ФРГ, Швабские Альбы	4.8		24.0	[544]
<i>L. ludovicianus</i>	США, Сев. Дакота			14.0	[317]
<i>Sturnus vulgaris</i>	СССР, Латвия	3.0		23.3	[138]
<i>Emberiza schoeniclus</i>	Финляндия	2.8	10.0	18.8	[327]
<i>E. hortulana</i>	СССР, Ленинградская обл.	10.0			[116]
<i>E. yessoensis</i>	Япония	7.9		33.0	[432]
<i>Zonotrichia albicollis</i>	Канада			50.0	[368]
<i>Passerculus sandwicensis</i>	Канада	5.0		48.5	[483]
<i>Dolichonyx oryzivorus</i>	США, Нью-Йорк			34.5	[295]
<i>Fringilla coelebs</i>	СССР, Куршская коса	8.8	12.2	13.7	
<i>Carpodacus erythrinus</i>	Финляндия, Карелия	4.3		34.0	[525, 47]
<i>Calcarius lapponicus</i>	СССР, Ямал			43.0	[108]
<i>Calcarius ornatus</i>	США, Сев. Дакота	1.0		56.5	[576]
<i>Dendroica kirtlandii</i>	США, Мичиган	2.7		41.5	[189]

Примечание. Процент возврата — доля обнаруженных в последующие годы птиц из числа окольцованных в контролируемом районе. Р — район рождения, К — район кольцевания молодых птиц в послегнездовой период, Г — район гнездования.

и 146 (17.8%) самцов были повторно пойманы в последующие годы в тех же колониях.

Кольцевание *Viscerphala clangula* в Швеции показало, что 42% (из 240 особей) вернувшихся в последующие годы самок гнездится в том же самом домике, а среди сменивших его большинство размножается в радиусе 800 м от предыдущего места [265]. Мечением *B. islandica* на гнездовании в Британской Колумбии (Канада) установлено, что к месту прежнего гнездования возвращается около 63% самок и 67% самцов [489].

Кольцевание *Falco peregrinus* в южной Шотландии показало, что большинство пар возвращается ежегодно на прежний гнездовой участок, только отдельные самки меняют участок ежегодно [415]. Молодые же сапсаны впервые приступают к гнездованию, как правило, на расстоянии нескольких или десятков километров от места рождения.

На маленьком островке (площадью 8 га) среди Северо-Фризских островов (ФРГ), где гнездилось около 230 пар *Haematopus ostralegus*, было окольцовано 268 взрослых особей, из них 86 (32%) куликов были пойманы в последующие годы в том же районе [328]. Кольцуя *Actitis hypoleucos* в почти изолированной популяции в Англии, Голланд и его коллеги [338] установили, что 56% взрослых птиц возвращается в район прежнего гнездования. Большинство (86%) вернувшихся перевозчиков заняли прежние участки, где успешно вывели птенцов. Изучая верность гнездовой территории у *Calidris mauri* на побережье залива Ла-Перуз (Канада), исследователи пометили 256 самок и 266 самцов, из которых в последующие годы обнаружили в районе кольцевания 113 (44%) самок и 127 (48%) самцов [301]. По данным Хоув [344] у *Catoptrophorus semipalmatus* в штате Виргиния (США) через год вернулось в район кольцевания около 70% взрослых птиц. Вернувшиеся особи заняли те же кормовые территории и гнездились поблизости от прошлогоднего места гнездования. Члены прежних пар прилетают в разное время, но позднее они восстанавливаются (19 из 20 пар) в результате возвращения на постоянные кормовые территории, которые либо совпадают с гнездовыми участками, либо чаще всего располагаются поблизости от них (в пределах 500 м). Среднее расстояние между местами гнездования у этого вида в разные годы составило для самцов 66 м, а для самок 138 м. Оринг и Ланк [448] изучали территориальное поведение у полиандрического вида *Actitis macularia* на небольшом острове (1.6 га) на оз. Лич (штат Миннесота, США). Было помечено цветными кольцами 75 гнездящихся самок и 107 самцов. Верность гнездовой территории составила для самок 58%, для самцов 55%. Большинство особей (75% самок и 80% самцов) заняли прежние гнездовые территории.

Верность месту гнездования у *Larus delawarensis* изучали на искусственной косе, вдающейся на 5 км в оз. Онтарио (Канада). 83 из 219 (38%) окольцованных птиц вернулись в свою колонию [213]. Большинство из них (86%) загнездились в том же участке колонии, что и в предыдущий год, причем половина из них построила новое гнездо в пределах 6 м от прошлогоднего. Онно [98, 99] обнаружил, что верность *Larus canus*, *Sterna hirundo* и *S. paradisea* месту прежнего гнездования в Эстонии высокая. 97% вернувшихся чаек и 90% крачек гнездится на том же островке, что и в предыдущем году.

В Окском заповеднике Кашенцевой [61] было окольцовано 350 взрослых *Arus arus*, 142 (40%) особи вернулись в последующем в район гнездования. Только несколько особей (7) переселились в другую колонию.

Недалеко от Нью-Йорка (США), где находится колония *Hirundo rustica*, было окольцовано 216 взрослых ласточек [508]. На следующий год 90 (42%) особей вернулось в свою колонию, из них 36% заняли прошлогоднее гнездо, 29% вернулись в ту же

группу птиц и только 7% сменили колонию. В то время как из 330 птенцов в родной колонии было поймано только 7 (2%) особей. На юго-востоке штата Нью-Йорк Фрир [287] окольцевал 2384 взрослых и 432 молодых *Riparia riparia*. В последующие годы в районе мечения было поймано 259 (11%) взрослых птиц и 33 (7.6%) первогодка.

В Баварии в долине р. Майн окольцевали 112 гнездящихся *Luscinia svecica*. Доля вернувшихся птиц на следующий год составила 64% [534]. Грюль [307] на протяжении нескольких лет наблюдал за 20 мечеными *Luscinia megarhynchos*. Он установил, что на следующий год возвращается 48% самцов и 22% самок. 76% самцов, гнездившихся на контролируемом участке в течение 3 лет, занимали прошлогодние или соседние гнездовые территории. Переселялись главным образом двухлетние самцы из субоптимальных биотопов в оптимальные и самцы, чье размножение в предыдущий год было неудачным.

На территории в 47 га в Англии Лоон [382] окольцевал 104 взрослых самца, 57 самок, 232 птенца и 119 молодых *Phylloscopus trochilus*. В последующие годы в районе кольцевания было поймано 37 (36%) взрослых самцов, 13 (23%) взрослых самок, 10 (8.6%) самцов-первогодков и 1 (0.9%) самка из числа окольцованных птенцами, а также 16 (13%) первогодков из окольцованных молодыми в послегнездовой период. Из 31 самца 22 (71%) заняли ту же территорию, 8 особей — в пределах 50—300 м от прежней. Из 11 самок 6 (55%) были обнаружены на прошлогодней территории.

Солонен [518] изучал популяцию *Sylvia borin* в южной Финляндии на территории площадью около 27 га. Из 164 окольцованных размножающихся особей в последующие годы было поймано 20 (25%) самцов и 5 (6%) самок. Все они загнездились на расстоянии 130—150 м от прежнего места гнездования.

Доусет-Лемэр [266] в восточной Бельгии пометила на небольшой территории (5 га) в течение 3 лет 100 взрослых самцов и 69 самок *Acrocephalus palustris*. В последующие годы в районе исследования было поймано 26 (26%) самцов и 12 (17%) самок.

Хаукиоя [327] окольцевал в Финляндии 323 взрослых самца и 236 самок *Emberiza schoeniclus*. На следующий год в районе кольцевания были пойманы 61 (19%) самец и 18 (7.6%) самок. Большинство самцов гнездились на прежних участках.

В штате Мичиган (США) были помечены 51 взрослый самец и 110 взрослых самок *Dendroica kirtlandi* [189]. В последующие годы в районе кольцевания обнаружили 53% самцов и 31% самок.

По данным табл. 16 средний процент возврата взрослых птиц в прежний район гнездования составил около 60 для трубконосых и голенастых, 45 для пластинчатоклювых, 55 для ржанкообразных и 30 для воробьиных птиц (см. табл. 5).

2.2. Виды, которым не свойственно постоянство мест гнездования

У некоторых перелетных видов — *Erithacus rubecula* и *Fringilla montifringilla* — в ряде районов не обнаружено постоянства мест гнездования, несмотря на интенсивное кольцевание птиц во время размножения и тщательный контроль за их возвращением. Так, орнитологи Ленинградского университета и Карельского филиала АН СССР на протяжении многих лет кольцуют на территории полевых стационаров «Гумбарицы» и «Маячино» (юго-восточное Приладожье) воробьиных птиц в гнездовой период. К настоящему времени ими окольцовано около 6000 взрослых и молодых зарянок и птенцов [47]. Из них за все годы наблюдений и контрольных отловов с помощью больших стационарных ловушек, паутинных сетей и других методов только 1 взрослый самец и 1 первогодок были обнаружены в районе кольцевания. Головань [33] пометил в Псковской области 62 взрослых самца, 47 самок, 47 птенцов и 481 молодую зарянку. В последующие годы на контролируемой территории (1 км²) были пойманы 1 (1.6%) самец, окольцованный взрослым, и 1 (0.2%) птица из группы молодых. Кольцевание гнездящихся зарянок в Польше также не выявило у этого вида постоянства мест размножения [350]. Автором был сделан вывод, что популяции у зарянки каждый год обновляются.

Отсутствие постоянства мест гнездования у перелетных популяций зарянки довольно удивительный факт, поскольку известно, что в оседлых популяциях этого вида в Англии самки, как правило, занимают гнездовые территории в пределах того участка, который они использовали прошлым летом [322]. Площадь гнездового участка у зарянки составляет в среднем 5400 м². 35% самок образуют пару с прошлогодним партнером, благодаря привязанности к знакомой территории. Может быть перелетные зарянки обладают слабыми навигационными способностями и поэтому не могут найти прошлогоднего места? Это маловероятно, поскольку перелетные зарянки прекрасно находят прежнюю территорию зимовки как после осенней миграции (см. табл. 19), так и при хоминге (см. 6.4), так что остается неясным, почему перелетные зарянки предпочитают ежегодно менять места гнездования.

Склонность к номадизму, т. е. постоянная смена мест гнездования, характерна и для другого перелетного вида — юрка *Fringilla montifringilla*. Линдстром [392] на протяжении нескольких лет кольцевал гнездящихся юрков в шведской Лапландии. Из 262 взрослых и 434 молодых птиц, помеченных в гнездовой и послегнездовой периоды, в последующие годы в районе кольцевания был пойман только 1 взрослый самец. Другой самец был пойман на следующий год во время гнездования в Норвегии в 580 км к юго-западу от места кольцевания. Автор пришел к выводу, что номадизм у юрка связан с колебаниями численности гусениц

пяденицы — основного его корма в гнездовой период. Было обнаружено, что плотность популяции у этого вида положительно связана с численностью гусениц пядениц. Однако в других частях ареала, в частности на юге Субарктики, на широте 65° (Приполярный Урал), юрки проявляют верность (7% самцы, и 2.6% самки) гнездовой территории [157]. Обнаруженные Шутовым меченые самцы и самка размножались на следующий год на расстоянии 7—750 м от прошлогоднего гнезда.

Андерсон [166] выдвинул предположение, что номадизм характерен для тех видов, которые питаются таким кормом, для которого свойственны значительные ежегодные колебания. В первую очередь номадизм развит у так называемых кочующих видов (*Acanthis flammea*, *Spinus spinus*, *Carduelis carduelis*, *Pyrrhula pyrrhula* и некоторых других), дальность миграции которых в значительной степени зависит от урожая корма (семена березы, ольхи, рябины и др.). Например, *C. carduelis*, окольцованные Глюком [297] в ФРГ в гнездовой период, на следующий год были встречены размножающимися на расстоянии от 7 до 1447 км от места кольцевания.

Таким образом, для некоторых перелетных видов характерна смена мест гнездования, хотя отдельные особи могут возвращаться в прежний район. Вероятно, эти виды способны проявлять верность гнездовой территории, но этому препятствуют какие-то внешние обстоятельства.

2.3. Постоянство мест гнездования у неперелетных птиц

Есть виды, которые не совершают настоящих миграций, а лишь откочевывают с наступлением зимы в более благоприятные в кормовом отношении места. Так поступают некоторые куриные (куропатки, тетерева), а также целый ряд горных видов, которые совершают так называемые вертикальные миграции с гор в долины и обратно (табл. 17). В тропических странах есть виды, которые на период засухи откочевывают из мест гнездования в поисках воды и корма. Существует ли у этих видов постоянство мест гнездования? Данные кольцевания, полученные разными исследователями, свидетельствуют о том, что такие виды тоже проявляют верность району прежнего гнездования, а иногда и рождения (см. табл. 17).

С помощью индивидуального мечения изучали филопатрию молодых *Lagopus lagopus* в провинции Манитоба и Британская Колумбия (Канада) [403]. Самцы и самки в изученных популяциях совершают сезонные кочевки. В Манитобе были помечены 789 птенцов. В последующие годы в районе рождения встречены 46 (5.8%) особей (35 самцов и 11 самок). В Британской Колумбии из 746 окольцованных птенцов пойманы 31 (4.2%) особь. Самцы

**Верность району рождения и гнездования
у перелетных видов и популяций**

Вид	Район кольцевания птиц	Процент возврата птиц		Источник
		Р	Г	
<i>Lagopus lagopus</i>	Канада, Манитоба	5.8		[403]
<i>Centrocercus urophasianus</i>	США, Айдахо		+	[291]
<i>Tetrao urogallus</i>	СССР, Западная Сибирь		+	[139]
<i>Cyanocitta cristata</i>	США, Пенсильвания		9.0	[424]
<i>Prosthemadera novaeseelandiae</i>	Новая Зеландия	+	58.0	[523]
<i>Cinclus cinclus</i>	СССР, Тянь-Шань		+	[66]
<i>Troglodytes troglodytes</i>	—»—		43.0	—»—
<i>Prunella atrogularis</i>	—»—	15.4	15.8	—»—
<i>P. tulvescens</i>	—»—	8.2	48.4	—»—
<i>Phoenicurus erythronotus</i>	—»—	3.6	27.1	—»—
<i>Ph. coeruleocephalus</i>	—»—	0.8	7.6	—»—
<i>Serinus pusillus</i>	—»—	5.5	+	—»—
<i>Leucosticte nemoricola</i>	—»—	4.7	+	—»—
<i>Mycerobas carnipes</i>	—»—	7.5	37.5	—»—
<i>Carpodacus rhodochlamys</i>	—»—	0.1	47.3	—»—
<i>Carduelis caniceps</i>	—»—		+	—»—
<i>Zonotrichia capensis</i>	Аргентина		30.0	[320]

Примечание. Р — район рождения, Г — район гнездования. Знаком (+) обозначено возвращение птиц в район кольцевания, когда процент возврата не установлен.

не только чаще возвращаются в район рождения, чем самки, но и оседают для гнездования значительно ближе к родной территории. В трех случаях годовалые самцы вернулись непосредственно на территорию, где они родились. Все годовалые самки, вернувшиеся в район рождения, приступили к размножению, тогда как среди самцов размножались только 50% особей.

Наблюдения за мечеными (крылометками и радиопередатчиками) *Centrocercus urophasianus* в штате Айдахо (США) показали, что выжженные участки на следующий год занимают главным образом взрослые самцы и молодые самки [291]. Гейтс предполагает, что поскольку у размножавшихся самцов четко проявляется верность территории, заселение новых мест осуществляется молодыми самцами.

Мечение *Tetrao urogallus* (651 самка и 389 самцов) в Томской и Новосибирской областях показало, что часть самок и самцов перемещается на значительные расстояния — 22—69 км и 12—28 км соответственно [139]. Эти перемещения, по мнению Теплева, объясняются поиском наиболее кормных мест. На основании полученных возвратов (380) автор приходит к выводу, что при общей оседлости глухарей часть популяции (в основном самки) кочует в радиусе 80 км, возвращаясь на прежнее место через 2—5 лет.

Ковшарь [66] приводит много важных сведений о постоянстве мест гнездования и филопатрии у целого ряда видов в высокогорье Тянь-Шаня, совершающих вертикальные кочевки с наступлением зимы. Многие из них осенью спускаются в предгорья и долины, а весной возвращаются обратно (см. табл. 17). Например, в окрестностях Большого Алма-Атинского озера было окольцовано 59 взрослых гнездящихся *Phoenicurus erythronotus* (30 самцов и 29 самок) и 195 птенцов. В последующие годы в районе кольцевания были пойманы 16 (10 самцов и 6 самок) взрослых птиц и 7 из помеченных птенцами. Самцы и самки гнездились в 50—300 м (в среднем 102 м) от предыдущего места гнездования, только в двух случаях птицы переместились на 2 км. По вертикали взрослые птицы сместились всего на 200—300 м. Первогодки (2 самки и 5 самцов) поселились в 1—3 км (в среднем 1.8 км) от места рождения. Там же были окольцованы 35 (20 самцов и 15 самок) *Carpodacus rhodochlamys* и 27 птенцов. В последующие годы в районе кольцевания зарегистрированы 8 самцов и 6 самок из помеченных взрослыми и 1 самец из птенцов. Все возвраты получены в пределах 1 км от места кольцевания, многие в том же месте. Часть птиц возвращалась на одну и ту же территорию на протяжении нескольких лет. На основании полученных данных Ковшарь пришел к выводу, что в условиях субвысокогорья территориальные связи певчих птиц обнаруживают те же общие закономерности, что и на равнинных пространствах.

На северо-западе Аргентины на двух участках (около 3000 м над уровнем моря), расположенных на расстоянии 4 км друг от друга, Хендфорд [320] пометил цветными метками 199 *Zonotrichia capensis*. На следующий год были пойманы 59 (27%) особей. Все пойманные птицы загнездились в пределах 500 м, а большинство — в 200 м от места кольцевания.

Carpodacus cassinii обитает в хвойных лесах внутренних гор Северной Америки, от Британской Колумбии до Нью-Мексико [422]. Этот вид считается кочующим видом, с лабильным жизненным циклом и слабой привязанностью к постоянной территории. Кольцевание этого вида в штате Орегон, проведенное Мевалдтом и Кингом [422], показало, что изучаемая популяция является уникальной в отношении верности птиц гнездовой территории. Ежегодно популяция возвращается для гнездования в одни и те же заросли сосны, и даже те же самые деревья. Практически все выжившие к весне взрослые особи размножались. Плотность популяции достигала 20—25 пар/га, что объясняется небольшой площадью (5.4 га), занятой соснами, пригодными для гнездования.

На о. Тиритири (Новая Зеландия) гнездится популяция медососа *Prosthemadera novaeseelandiae*, более 100 особей [523]. Взрослые и молодые птицы отлетают на материк или соседние острова, эти перемещения связаны с сезонностью цветения произрастающих на острове нектароносных растений. Из окольцован-

ных на острове птиц 58% вернулись на следующий год на свои участки вылупления или размножения.

Постоянство мест гнездования характерно также для строго оседлых видов как в тропиках, так и в умеренной зоне. Например, результаты 5-летнего изучения популяции *Campylorhynchus nuchalis* в саванне штата Гуарико (Венесуэла), где проследили судьбы 358 меченых птиц, показали, что у многих крапивников территориальные границы сохраняются постоянными из года в год [469]. Молодые самцы, как правило, остаются на своих родных территориях и размножаются здесь впоследствии.

На тихоокеанском побережье штата Калифорния (США) Халлибартон и Мевалдт [319] окольцевали 2522 оседлых *Melospiza melodia*. В последующие годы первогодки гнездились в среднем на расстоянии 225 м от места рождения, а взрослые самцы и самки — в 125 и 162 м соответственно от предыдущего места гнездования.

В болотистой местности штата Вашингтон (США) изучали размножение оседлой популяции *Agelaius phoeniceus* в течение 8 сезонов [186]. Всего было помечено цветными кольцами 284 самца. В последующие годы было выяснено, что около 70% самцов сохраняют свои территории из года в год. Те самцы, которые сменили территорию, загнездились в пределах 200 м от прошлогоднего места. Исследователи пришли к выводу, что самцы краснокрылого трупяла меняют свои территории только при возможности улучшить успешность своего размножения.

Таким образом, постоянство гнездовой территории свойственно не только перелетным, но и оседлым видам (популяциям) птиц. Вероятно, это общее свойство большинства территориальных видов. Гнездование на постоянной территории дает как перелетным, так и оседлым птицам ряд преимуществ перед номадными особями (см. 2.6).

2.4. Факторы, влияющие на верность птиц гнездовой территории

На возвращаемость птиц в район прежнего гнездования могут влиять разные факторы. Наиболее важными из них являются репродуктивная успешность, стабильность местообитания, возраст и опыт птицы.

2.4.1. Репродуктивная успешность

У целого ряда перелетных видов было обнаружено, что после удачного гнездования птицы обычно лучше возвращаются на следующий год в прежний район, чем после неудачного. Более низкая возвращаемость птиц при неуспешном гнездовании отмечена у *Pagodroma nivea* [308], *Aythya fuligula*, *Anas clypeata* [92],

Calidris mauri [301], *Actitis hypoleucos* [447], *Haematopus ostralegus* [485], *Larus delawarensis* [411], *Riparia riparia* [287], *Delichon urbica* [345], *Phylloscopus trochilus* [155], *Toxostoma rufum* [253] и других.

Многолетнее изучение верности месту гнездования у *Calidris mauri* на берегу залива (Канада) показало, что процент возврата самцов и самок после успешного размножения достоверно выше (65 и 57), чем после неудачного гнездования (31 и 26) [301]. Исследователи предполагают, что возвращаемость в район, где птица успешно гнездилась, если не гарантирует, то по крайней мере предсказывает ей, что здесь благоприятная для размножения обстановка.

Оринг и Ланк [447] установили, что у *Actitis hypoleucos* в штате Северная Дакота (США) успешно размножавшиеся птицы дают на следующий год 60—72% возврата, а неудачно размножавшиеся — только 20—48%. Численность самцов в популяции определяется успехом размножения в предыдущий год, так как к прежнему месту гнездования возвращаются главным образом успешно размножавшиеся самцы.

Шведские исследователи [265] обнаружили, что самки *Bucephala clangula*, которые имели успешное размножение, чаще (в 55% случаев) гнездились на следующий год в прежней дуплянке, чем неудачно размножавшиеся особи (11%). В тех гнездовых ящиках, где кладки были уничтожены хищниками (преположительно куницей), гоголи на следующий год гнездились редко.

Основными причинами более низкой возвращаемости птиц после неудачного размножения может быть или повышенная смертность их после этого, или дисперсия из неблагоприятного района. Сафриэль с коллегами [485] выяснил, что у *Haematopus ostralegus* на о. Скокхолм (Англия) выживаемость птиц, неудачно размножавшихся в предыдущем сезоне, ниже, чем у успешно отгнездившихся особей. Из взрослых неразмножавшихся куликов-сорок на следующий год обнаружили только 30% особей, из птиц, имевших кладку из 1—2 яиц — 65%, из птиц с более крупными кладками — 90% особей.

Выраженная гнездовая дисперсия птиц при неудачном размножении отмечена у *Aythya fuligula*, *Anas clypeata* [92], *Bucephala clangula* [265], *Larus argentatus* [302], *Falco tinnunculus* [546], *Apus apus* [61], *Selasphorus platycercus* [232], *Hirundo rustica* [508], *Riparia riparia* [287], *Acrocephalus scirpaceus* [266], *Luscinia megarhynchos* [307], *Anthus pratensis* [341] и др.

Латвийские орнитологи, исследуя постоянство мест гнездования у уток на оз. Энгурес, выяснили, что взрослые *Aythya fuligula* и *Anas clypeata*, которые по каким-либо причинам потеряли кладки, значительно чаще покидают район гнездования и размножаются в других местах, но в пределах озера [92]. *Larus argentatus* при успешном гнездовании обычно сохраняют верность своей колонии и стремятся построить гнездо в том же месте, что

и в предыдущем году. Грейвс с коллегами [302], наблюдая за индивидуально мечеными чайками в Англии, обнаружил, что сохранение или смена места гнездования у этого вида во многом зависит от того, удалось ли родителям дорастить птенцов до 5-дневного возраста пока они малоподвижны и редко покидают гнездо. Если до этого срока доживал хотя бы один птенец, лишь 4 из 68 пар меняли гнездовой участок. Если все яйца или птенцы до 5-дневного возраста погибали, место гнезда меняли 9 из 10 пар серебристых чаек. Если птенцы погибали в более позднем возрасте, чайки не проявляли заметной тенденции к смене прежнего гнезда.

Шилдс [508] изучал гнездовую дисперсию у *Hirundo rustica* вокруг озера в штате Нью-Йорк (США), где ласточки гнездятся на крутых обрывах. В результате он обнаружил, что самцы, а особенно самки, которые имели неудачное гнездование, дисперсировали дальше, чем удачно размножавшиеся. 100% самок при неудачном гнездовании сменили гнезда и самцов, в то время как при удачном размножении гнездо сменили 65% самок. Средняя дистанция дисперсии у самцов составила: при успешном гнездовании 25 ± 8.4 м ($n = 19$), при неуспешном — 820 ± 798 м ($n = 9$). У самок при успешном гнездовании средняя дистанция дисперсии была 96 ± 55 м ($n = 17$), а при неуспешном — 1155 ± 777 м ($n = 8$).

Гевин и Боллингер [295], изучая размножение *Dolichonyx oryzivorus* в двух популяциях в штате Нью-Йорк (США), обнаружили, что 44% самцов и 25% самок, принимавших участие в размножении, возвращается в район гнездования в последующие годы. При этом вероятность возвращения самцов прямо пропорциональна количеству сооруженных на его территории гнезд (т. е. числу загнездившихся на территории самок при полигинии), числу отложенных яиц, вылупившихся и успешно вылетевших из гнезд птенцов. Среди самок чаще возвращаются те особи, которые имели более высокое число вылетевших птенцов в целом и при последнем (в течение сезона) гнездовании в частности. По мнению авторов, успешность размножения является существенным фактором, определяющим склонность к гнездовой филопатрии у боболинка.

Якобер и Штаубер [348] обнаружили в популяции *Lanius collurio* в ФРГ достоверную связь между возрастом, результатом гнездования в предыдущем году и числом возвратившихся на старый гнездовой участок птиц. При успешном гнездовании в возрасте 3 лет и более вернулось 38.6% самцов, в возрасте 2 лет — 25.7%, у самок — соответственно 21.5% и 10.5%. При неуспешном гнездовании в следующем году на то же место вернулось 7.5% двухлетних самцов и 1.4% самок. Обнаружено, что птицы с поздней кладкой менее привязаны к месту гнездования. Такие птицы позже отлетают осенью, соответственно позже прилетают весной, в результате чего их прежний гнездовой участок может быть занят.

2.4.2. Стабильность местообитания

Значительное число видов гнездится в таких местах, где постоянно наблюдаются изменения среды обитания. Это в первую очередь касается водоплавающих птиц, чаек, крачек, некоторых куликов, а также птиц, гнездящихся в береговых обрывах (*Alcedo atthis*, *Riparia riparia* и др.). Основной дестабилизирующий фактор среды, влияющий на успешность гнездования водоплавающих птиц, — уровень воды в местах их обитания. Подходящие для гнездования места (островки, отмели, пляжи и т. п.) часто заливаются при подъеме уровня воды, что вынуждает птиц искать новые места, переселяться в другие районы, где условия более стабильны. Это обычно приводит к снижению верности птиц прежней территории [169, 287, 411]. Птицы могут вернуться на свою территорию, но обнаружив, что она затоплена или разрушена, покидают ее [91, 411]. В нестабильных местах обитания верность территории становится невыгодной, поскольку повышает риск гибели самой птицы и ее потомства. Например, в стабильных колониях у *Riparia riparia* в штате Нью-Йорк (США) процент возврата равен 10.4, тогда как в нестабильных колониях, которые часто подвергаются разрушению, всего 2.1 [287].

На крачках и чайках было показано, что в случае разрушения колонии птицы нередко переселяются в другое место группой [170]. Остин [170] назвал это групповой приверженностью (*group adherence*). Объединение птиц в группу основано на индивидуальном узнавании, известном у чаек, крачек и некоторых других видов. В пределах большой колонии подобная группа держится обособленно, образуя таким образом субколонию. Групповая приверженность может иметь селективное преимущество, поскольку может повышать выживаемость птиц в новом месте благодаря сохранению социальных связей и уменьшению стресса, вызванного вынужденным переселением. Группой птицы могут быстрее и успешнее заселить новое место и образовать нормальную колонию.

Разрушение биотопа, где гнездится тот или иной вид, ведет к активному избеганию его птицами. Мы уже обсуждали данные по снижению возвращаемости в прежний район гнездования на Куршской косе у некоторых воробьиных птиц после того, как их традиционные места размножения либо были разрушены человеком, либо претерпели существенные изменения в результате естественного изменения биотопа (см. 1.8).

Другой важный фактор, который снижает возвращаемость птиц в прежний район гнездования — хищничество. Сильный пресс хищников на гнездящихся птиц приводит к тому, что птицы избегают размножаться в этом районе. Например, виды-дуплогнездники (*Vesperhala clangula*, *Ficedula hypoleuca*) избегают гнездиться в тех домиках, где их потомство было уничтожено хищниками (куницей, горностаем, лаской, кошкой и др.) [265, 324]. Утки плохо возвращаются для размножения в те места, где их сильно беспокоили наземные или пернатые хищники [90].

Таким образом, верность территории у целого ряда перелетных птиц скоррелирована со стабильностью условий их существования. Чем менее стабильны условия в районе гнездования, тем меньшую верность гнездовой территории проявляют птицы.

2.4.3. Возраст и опыт птицы

В начале 40-х годов Остин [169], изучая верность гнездовой территории у *Sterna hirundo* в штате Массачусетс (США), пришел к выводу, что стремление птиц вернуться в ту же самую колонию усиливается с их возрастом. Позже подобная зависимость была отмечена и у других видов. Блокпоул [213], исследуя верность гнездовой территории у *Larus delawarensis* недалеко от г. Торонто (Канада), обнаружил, что 3-летние особи дают 46% возвратов в свою колонию, 4-летние — 50%, 5-летние — 54.7%, 6-летние — 55.6%, 7-летние — 73%.

Шведские исследователи, изучая верность территории у *Ficedula hypoleuca* в субальпийских березовых лесах на северо-востоке Швеции, установили, что из числа особей, которые размножались один раз, на следующий год возвращается 21—25% самцов и 8% самок [444]. Особи, размножавшиеся в месте наблюдений 2 года подряд, возвращаются достоверно лучше (50%). Авторы пришли к выводу, что с возрастом у мухоловок-пеструшек верность гнездовой территории усиливается. По мнению Паевского [100], у *Fringilla coelebs* приверженность к территории увеличивается с возрастом птиц.

Несмотря на имеющиеся факты, нет достаточно убедительного объяснения, почему с возрастом птицы становятся более верными своей территории. Можно предположить, что с возрастом птицы все лучше и лучше познают свою территорию, накапливая полезную информацию о распределении кормовых ресурсов, источников воды, убежищ и т. п. Все это могло бы усиливать их стремление вернуться именно на свою хорошо знакомую территорию. Для долгоживущих птиц это в принципе возможно, но для видов (большинства воробьиных), живущих в среднем около 2 лет, это кажется сомнительным.

Изучая филопатрию у *Ficedula hypoleuca* на Куршской косе мы обнаружили, что птицы старше 1 года действительно гнездятся в среднем достоверно ближе (2648 ± 605 м) к месту рождения, чем первогодки (4001 ± 889 м). Мы полагаем, что этот эффект связан не с тем, что верность территории усилилась с возрастом птиц, а с тем, что часть птиц при первом гнездовании не долетает до своей территории, запечатленной в ювенильном возрасте, но достигают ее при последующем гнездовании (рис. 12) [134]. Об этом свидетельствуют и данные по возвращению местных птиц и иммигрантов в наш район исследования (табл. 18).

У *Oenanthe oenanthe* на о. Хиддензее (ГДР) было обнаружено, что взрослые птицы (на третьем году жизни) гнездятся ближе

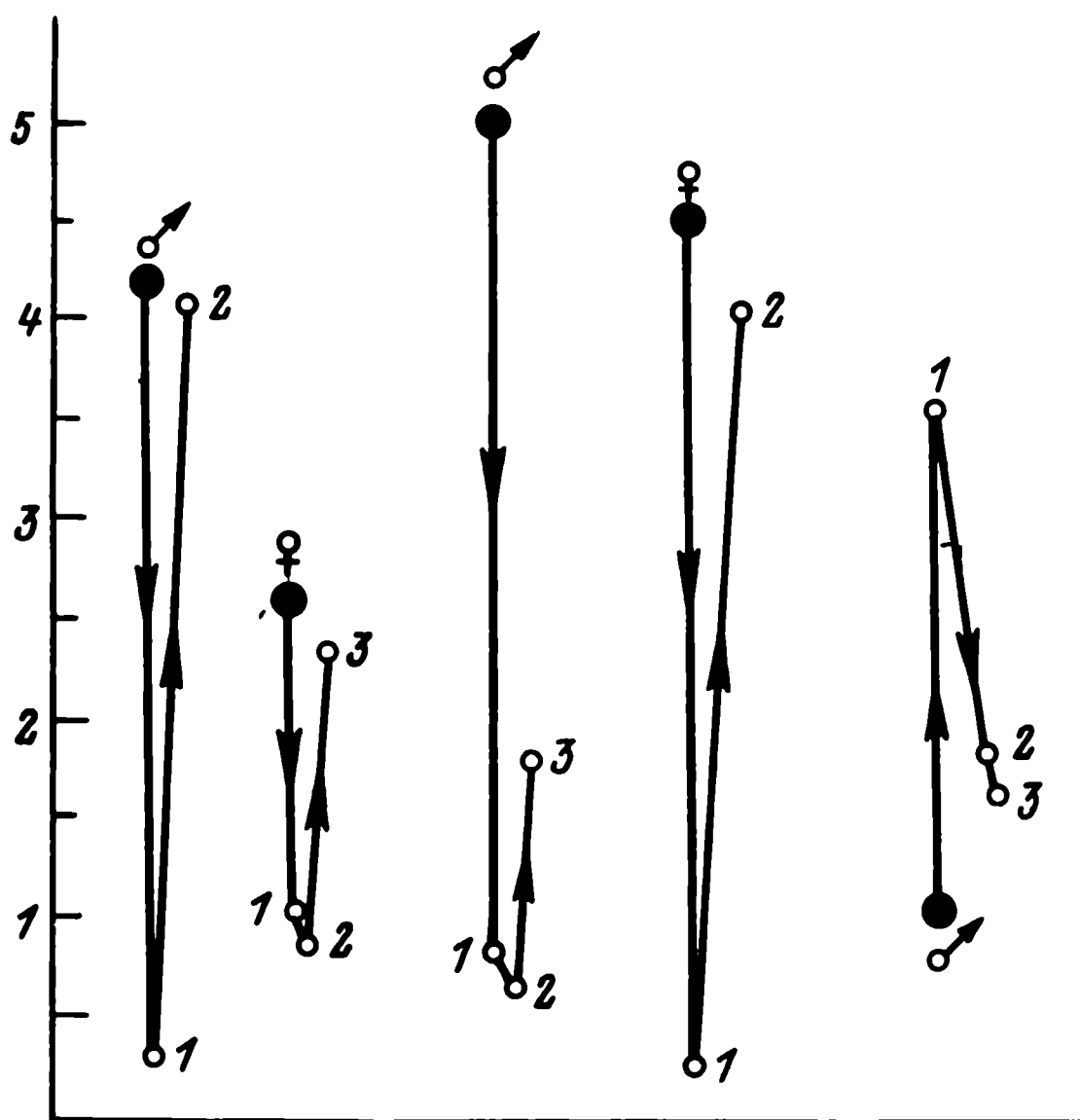


Рис. 12. Расположение мест гнездования относительно места рождения у некоторых особей *Ficedula hypoleuca* на Куршской косе:

Темный кружок — место рождения птицы, светлый — место гнездования в первый (1) и последующие (2, 3) годы. На оси ординат — расстояние, км

Таблица 18

Верность гнездовой территории у местных птиц
и иммигрантов разного возраста у *Ficedula hypoleuca* на Куршской косе

Группа птиц	Пол	Возраст птиц, годы	Число меченых птиц	Число и доля пойманных в последующие годы птиц	
				n	%
Местные	Самцы	1	84	34	40.5*
	Самки	1	70	22	31.4**
Иммигранты	Самцы	x	257	50	19.4*
	Самки	x	369	33	8.9**
Местные	Самцы	2	46	22	47.8
	Самки	2	23	8	34.8
Иммигранты	Самцы	x+1	60	27	45.0
	Самки	x+1	35	13	37.1
Местные	Самки	3	22	7	31.8
	Самки	3	19	5	26.3
Иммигранты	Самцы	x+2	26	10	38.5
	Самки	x+2	16	4	25.0
Местные	Самцы	4	9	2	22.2
	Самки	4	8	2	25.0
Иммигранты	Самцы	x+3	12	3	21.4
	Самки	x+3	4	1	25.0

Примечание. x — возраст птиц неизвестен. * — доли достоверно отличающиеся при $P < 0.05$, ** — при $P < 0.001$ (критерий χ^2).

к месту рождения, чем первогодки [369]. Если средняя дистанция предгнездовой (натальной) дисперсии у самцов-первогодков составляла 1012 м (для 26 птиц) и у самок — 628 м (22), то у взрослых птиц соответственно 794 и 470 м.

Тот факт, что впервые гнездящиеся в нашем районе исследования *F. hypoleuca* неизвестного происхождения дают достоверно более низкий процент возврата, чем местные птицы, в первую очередь объясняется тем, что среди иммигрантов присутствует много (около 70%) первогодков, которые на следующий год будут стремиться вернуться не к нам, а на свою запечатленную в ювенильном возрасте территорию. В наш район возвращается только та часть иммигрантов, которая по каким-то причинам предпочла для гнездования новую территорию. Вероятно, так же поступает и часть местных птиц, родившихся в районе исследования, оседая на втором году жизни на той территории, на которой гнездились первый раз, недолетев до района рождения.

Что же касается усиления привязанности птиц к гнездовой территории с возрастом, то этого наши данные не показывают (см. табл. 18). Трех- и четырехлетние мухоловки возвращаются в район прежнего гнездования ничуть не лучше, чем двухлетние или даже первогодки (местные). Они возвращаются даже хуже, вероятно, из-за более высокой их смертности после третьего года жизни. Обнаруженные же различия в возвращаемости мухоловок разного возраста шведскими исследователями [444], скорее всего, связаны с тем, что в выделенную ими первую группу (размножавшихся один раз) попало много иммигрантов (первогодков), которые действительно плохо возвращаются в район своего первого гнездования (см. табл. 18). Это не является результатом усиления верности территории с возрастом.

2.5. Верность территории и постоянство пар

Постоянство супружеской пары в течение нескольких гнездовых сезонов отмечено у многих видов птиц. Верность партнеру наиболее часто встречается у долгоживущих птиц, но она наблюдается и у целого ряда воробьиных видов, средняя продолжительность жизни которых невелика (около 2 лет). Изучение демографии *Pagodroma nivea* показало, что в сохранившихся парах успешность гнездования значительно выше (64%), чем в вновь образовавшихся (31%). Автор приходит к выводу, что верность партнеру является благоприятной чертой для колониальных птиц, у которых гнездовой период короткий, а продолжительность жизни большая [308]. Высокая верность партнеру отмечена у *Fulmaris glacialis* (в 90% случаев) [445], *Oceanodroma leucorhoa* (66%) [429], *Pagodroma nivea* (83%) [308], *Larus argentatus* (90%) [283], *L. canus* (74%) [113], *Branta canadensis* (47%) [388] и ряда других видов.

У большинства перелетных видов сохранение пары обеспечивается тем, что оба партнера возвращаются на прежнюю территорию. Моос и Кресс [429], исследуя поведение *Oceanodroma leucorhoa* в штате Мэн (США) установили, что верность прежнему партнеру у пар, лишенных своих гнездовых нор составляла 20% ($n=10$), а у пар, загнездившихся в своих прежних норах, 96% ($n=24$). Нераспавшиеся пары, сменившие нору, селились ближе к своему прежнему месту гнездования, чем вновь образованные. Для новых пар был характерен более низкий репродуктивный успех.

У *Calidris mauri* по данным Гратто [301] среднее расстояние между местами гнездования в разные годы у сохранившихся пар составляет 33 м, а у пар, где самка сменила партнера, — 177 м. У *Ficedula hypoleuca*, как показал Харвей с коллегами [324], при сохранении пары 50% птиц перемещается на расстояние меньше 50 м, при распадении пары птицы гнездятся дальше от прошлогоднего места. При гибели партнера самки, как правило, перемещаются на большее расстояние, чем самцы.

У *Hirundo rustica*, по данным Шилдса [508], самки имеют выраженную тенденцию к смене самца после неудачного размножения. При неудачном гнездовании сменили партнера 100% самок, в то время как при удачном гнездовании смена самцов наблюдалась в 57% случаев.

У некоторых видов постоянные пары могут сохраняться очень долго. Например, Вейтнауэр [556] в Швейцарии наблюдал 27 пар у *Arus arus*, которые сохранялись на протяжении 5—12 лет.

У большинства уток пары формируются на зимовке или во время весенней миграции. Самцы обычно следуют за самкой в ее гнездовой район. Считается, что самки уток каждый год выбирают новых селезней, хотя отмечены случаи, когда пара вновь восстанавливалась на зимовке или в районе гнездования [267]. Блом [212] обнаружил, что у *Anas strepera* взрослые самцы, оставшиеся без партнерши, возвращаются в прежний гнездовой район.

Итак, в тех случаях, когда у перелетных птиц пара вновь восстанавливается, наблюдается бóльшая верность прежней территории гнездования, чем при вновь образованной паре. Самки чаще, чем самцы, изменяют прежнему месту гнездования, если пара распадается.

2.6. Почему перелетные птицы верны территории?

Почему мигрирующие весной птицы, пролетая над подходящими для гнездования районами, не остаются в них, а продолжают путь, пока не достигнут своей территории — знакомого им «дома»? Что дает птицам верность территории? Чтобы ответить на эти вопросы, необходимо понять, для чего вообще птицы стремятся жить на постоянной территории, а не предпочитают все время ее менять.

Проблеме взаимоотношений птиц с территорией (территориальному поведению, территориальности) посвящено огромное количество работ. Обычно под территорией понимают некое пространство, которое особь занимает и защищает от других представителей своего или другого вида [104]. При этом территория находится в преимущественном пользовании ее хозяина, где он имеет приоритет в доступе к различного рода ресурсам, как правило, ограниченным. По мнению специалистов, в частности Кауфмана [357], владение территорией повышает иерархический ранг особи, делает ее доминантной по отношению к другим особям, попадающим на эту территорию. В большинстве случаев статус доминанта обеспечивает его владельцу преимущественное право в использовании экологических (пища, вода, укрытия) и социальных (возможность половых и других контактов) ресурсов. Основное преимущество, которое имеет доминантная особь на своей территории, это возможность оставления более многочисленного и жизнеспособного потомства, по сравнению с особями, размножавшимися не на своей территории. По Панову [104] «функции территориальности» могут быть объединены в три группы, отвечающие фундаментальным условиям выживания особи и популяции в целом: гарантии оптимизации питания (длительное и детальное освоение своего участка повышает предсказуемость доступа к запасам корма и воды; обеспечивается определенный запас пищи не только для самого владельца территории, но и для его потомства), гарантии безопасности от хищников (освоенность участка предполагает хорошее знакомство хозяина с потенциальными укрытиями и убежищами), гарантии репродуктивного успеха (владение территорией обеспечивает повторяемость социальных контактов и тем самым повышает шансы индивида приобрести и удержать полового партнера; сводятся до минимума посторонние помехи, способные нарушить нормальный процесс репродукции — копуляцию, гнездостроение, откладку яиц и т. д.; снижается прямая конкуренция с другими особями из-за места для гнезда и т. п.).

Показано, что продолжительность жизни нетерриториальных особей у некоторых видов птиц достоверно меньше, чем у территориальных. В частности у *Canachites canadensis* смертность нетерриториальных особей в 8 раз выше, чем у территориальных, а у *Arhelocoma coerulescens* — в 4 раза выше [по: 103].

Гринвуд [303] предполагает, что склонность к постоянству гнездовой территории у перелетных птиц, в первую очередь самцов, есть результат двух важных факторов. Во-первых, самец, которому необходимо привлечь самку, лучше всего способен выбрать оптимальную для гнездования территорию в знакомом ему районе, нежели в любом другом. При дисперсии в незнакомые ему места это связано с риском попасть в район с низкими кормовыми ресурсами или быть уничтоженным хищником. Видимо, предыдущее местожительство и знакомство с территорией повы-

шает конкурентоспособность особи. Второй фактор, который может стимулировать верность территории у самцов, связан с выбором самки. Хотя самки могут воздерживаться от гнездования с близким родственником, они могут отдать предпочтение самцу со сходным генотипом, который является резидентом, а не иммигрантом. Самцы, которые дисперсируют, могут найти в новом районе территорию, но самки могут их проигнорировать как чужаков. Некоторые исследователи, в частности Оринг и Ланк [448], считают, что возвращение птицы для гнездования в район рождения обеспечивает ей «экогенетическое» преимущество, т. е. возможность размножаться с особью, имеющей сходный генотип. Это может играть важную роль в поддержании локальных адаптаций. Кроме того, возвращение птицы в район рождения гарантирует ей, по крайней мере, подходящие биотопические условия для размножения и наличие потенциальных партнеров.

Наблюдения за индивидуально мечеными *Hirundo rustica*, проведенные Шилдсом [508], показали, что ласточки предпочитают проявлять верность прежнему месту гнездования до тех пор, пока изменение условий или неудачное гнездование не заставит их покинуть его и искать новое место. История отдельных птиц указывает, что после смены колонии они могут вновь вернуться на старое место, если имеется такая возможность. Возвращение в знакомую колонию гарантирует птице знание локальных мест, где находятся лучшие ресурсы, снижает трату времени и энергии на обследование гнездового района. У птицы на знакомой территории, как показал Марлер [402] на *Fringilla coelebs*, уменьшается число агрессивных выпадов по отношению к соседям, которых они узнают. Кроме того, верность территории способствует восстановлению пары, что тоже способствует экономии времени и энергии (см. 2.5).

Наши исследования *Ficedula hypoleuca* на Куршской косе показали, что иммигранты, в отличие от местных птиц (автохтонов), не только позже занимают гнездовые территории, но и имеют худшие репродуктивные показатели (меньший размер кладки, менее успешное вылупление птенцов, более слабое потомство и др.— см. 1.6). Вероятно, в связи с этим большая часть иммигрантов на следующий год не возвращается в район исследования (см. табл. 18). Иммигранты, большинство из которых являются первогодками, отгнездившись в нашем районе, на следующий год, вероятно, стремятся вернуться на свою ранее запечатленную территорию, где могут иметь больший репродуктивный успех. Доказательством этому может служить тот факт, что около 30—35% местных птиц впервые появляется в районе рождения только на второй год жизни. Первое свое размножение они, как и иммигранты в нашем районе исследования, осуществляют не на своей территории [134]. Неясно, однако, почему мухоловки-пеструшки на первом году жизни склонны оседать для гнездования за пределами района, с которым в послегнездовой период установили

связь. Возможно, что это связано с тем, что, будучи первогодками, они имеют меньше шансов, чем взрослые птицы, найти в районе рождения подходящее для гнездования место, хотя бы из-за более позднего прилета весной. Кроме того, первогодки, вероятно, в большей степени, чем взрослые, реагируют при полете к своей территории на такие внешние стимулы, как наличие свободного дупла (для самцов) или активно поющий самец (для самок).

Таким образом, возвращение птиц на знакомую территорию адаптивно, что безусловно явилось результатом естественного отбора на территориальность. Согласно Кломпу [по: 104], территориальное поведение сформировалось в результате того, что носители генов, ответственных за такое поведение, получили преимущество, т. е. смогли внести значительно больший вклад в последующие поколения, чем особи, лишённые этих генов.

2.7. Происхождение филопатрии у перелетных птиц

Ранее было показано (см. 2.3), что тенденция размножаться в районе рождения или прежнего гнездования имеет место не только у перелетных, но и у оседлых видов. Кроме того, экспериментально доказано, что некоторые оседлые виды способны к хомингу, т. е. обладают навигационными способностями (см. 6.2 и 6.3). У оседлых видов так же, как и у перелетных, имеется конкретный период, когда формируются связи с будущей гнездовой территорией (см. 5.3). Все это свидетельствует о том, что механизм верности дому мог возникнуть в классе птиц еще до появления перелетных видов. Перелетные птицы, вероятно, только усовершенствовали его в процессе эволюции и довели до ювелирной точности. Не исключено, что основу механизма филопатрии птицы вообще унаследовали от рептилий, которые таковым механизмом обладают.

Среди рептилий рекорсменами по нахождению своего дома являются морские черепахи. Самки морских черепах (род *Chelonia*, род *Caretta*) проявляют сильную привязанность к определенному месту, вновь и вновь возвращаясь для откладки яиц на один и тот же берег [391]. Верность территории проявляют и другие виды рептилий, которые не совершают дальних миграций. Родда [481] проверял наличие хоминга у молодых аллигаторов *Alligator mississippiensis* во Флориде (США). 19 аллигаторов, снабженных радиопередатчиками, перевезли на различное расстояние (1—16 км) от гнезда. Все особи после выпуска ориентировались в сторону «дома», 10 из них вернулись на место поимки через 2—16 суток, 4 других двигались по направлению к своим участкам. Из 239 аллигаторов, помеченных цветными пластиковыми шейными кольцами, 46 (19%) были обнаружены на месте первоначальной поимки. С увеличением дистанции перемещения (начиная с 5 км) успешность хоминга заметно снижалась, как считает автор, из-за увеличения числа физических преград. Способность

к хомингу с небольших расстояний обнаружена у прыткой *Lacerta agilis* и живородящей *L. vivipara* ящериц. Из 48 прытких и 34 живородящих ящериц, перенесенных на 70—100 м от участков обитания, 67% и 29% особей соответственно вернулись в место отлова [526]. Самцы возвращались несколько лучше, чем самки. У зеленой игуаны *Iguana iguana* самки из года в год используют одно и то же место для откладки яиц. Радиометрическое наблюдение, проведенное Боком с коллегами [214], показало, что и после откладки яиц самки возвращаются на постоянные участки. «Чувством дома» обладают и другие более примитивные организмы — бесхвостые (лягушки и жабы) и хвостатые (тритоны, саламандры) амфибии, рыбы (в первую очередь так называемые проходные виды, которые возвращаются нереститься в родную реку), насекомые (муравьи, пчелы, осы и др.).

Во Франции исследовалась приуроченность альпийского тритона *Triturus alpestris* к определенному водоему размножения [355]. Эксперимент по хомингу показал, что большинство особей проявляет верность месту своего рождения, причем она проявляется сильнее в отношении далеко расположенных водоемов (150 м) чем более близких (25 м). Возвращение происходит более успешно, если тритон выпущен в древесных зарослях, а не на пастбище. Предполагается, что тритоны способны не только к простой компасной ориентации, но и имеют другой магниторецепторный механизм, вероятно, связанный с навигационной картой [463]. Установлено, что безлегочные саламандры *Aneides aeneus* тоже способны возвращаться из других мест на свои территории и к своим кладкам [242]. С помощью экспериментов было обнаружено, что саламандры способны ориентироваться по магнитному полю, причем они лучше ориентируются вдоль линий магнитного поля Земли, чем перпендикулярно к ним.

Хмелевская [145] отмечала высокий уровень нерестового консерватизма у травяной лягушки *Rana temporaria*. В летний период из 863 меченых особей 54% было встречено повторно, причем подавляющее большинство из них (44%) в тех же местах. Индивидуальное мечение жаб *Bufo bufo* в Болгарии показало, что по окончании сезона размножения они передвигаются по суше, вверх по долине на значительное расстояние — самцы до 1834 м, самки до 1983 м [17]. В начале следующего сезона размножения жабы входят в реку примерно на том же участке, что и в предыдущем году.

Хорошо известна способность к хомингу у медоносных пчел, роющих ос, лесных и пустынных муравьев. Верность территории проявляют некоторые виды бабочек и стрекоз [по: 143]. Якобс [по: 143], исследуя территориализм у некоторых видов стрекоз, выяснил, что самцы, улетаая на кормежку на луга и лесные поляны, иногда за километры от водоема, изо дня в день возвращаются на один и тот же маленький участок площадью 2—3 м². Стрекозы отыскивают свое место даже после переноса их за сотни метров,

летя вдоль береговой линии. Францевич в книге «Пространственная ориентация животных» [143] пишет, что «способность вернуться в родное гнездо мы встречаем у пауков, пустынных мокриц, медлительных морских моллюсков (блюдечек и хитонов), и автор не берется предсказать, как глубоко нам придется опускаться к начальным этапам эволюции, где навигационный поиск привычного места обитания, основанный на индивидуальной памяти, сменится непосредственным выбором подходящего места после случайных блужданий».

Таким образом, удивительное явление «верности дому» возникло у организмов еще задолго до того, как появились высшие позвоночные. Лежит ли в основе этого явления у разных животных некий общий механизм, возникший на ранних этапах эволюции, трудно сказать, однако еще труднее представить, что в каждой группе животных независимо возникал свой особый механизм «верности дому», который никак не был связан с таковым, имеющимся у их предков. Возможно, что по мере дальнейшего изучения филопатрии у разных организмов все же удастся в какой-то степени прояснить вопрос о происхождении и эволюции этого удивительного, полного загадок явления.

Глава 3

ПОСТОЯНСТВО МЕСТ ЗИМОВКИ, ЛИНЬКИ И МИГРАЦИОННЫХ ОСТАНОВОК

3.1. Верность перелетных птиц месту зимовки

К настоящему времени накопилось много данных кольцевания, свидетельствующих о том, что перелетные птицы проявляют верность месту зимовки, так же, как и месту гнездования. Нам удалось собрать из литературных источников сведения о 150 видах, у которых обнаружена тенденция к возвращению в прежний район зимовки (см. табл. 3). Среди них представители разных отрядов и экологических групп. Многие из них совершают дальние миграции между континентами, но есть среди них мигранты на средние и ближние расстояния.

Насколько сильно выражена у птиц верность месту зимовки можно судить по доле пойманных в районе зимовки особей из числа окольцованных там ранее птиц (табл. 19). Рассмотрим наиболее яркие примеры возвращаемости птиц на прежнее место зимовки.

Кольцевание *Phalacrocorax carbo* в западной Франции показало, что из 14 птиц возрастом более года 7 (50%) показали сильную привязанность к месту зимовки, при этом 3 особи держались здесь от 2.5 до 4 месяцев, остальные — от 19 до 50 суток. Одна птица наблюдалась 6 зим подряд [352]. У 3 бакланов отмечено межгодовое совпадение дат прилета, что позволяет предполагать наличие «индивидуальных календарей» у птиц. Зафиксирована также привязанность к месту остановки на осенней миграции, был только один случай сильного изменения места остановки.

Anas americana прилетает на зимовку в Калифорнию (США) с Аляски и Канады. Анализ полученных возвратов колец выявил наличие двух популяций, зимующих в разных долинах [478]. Более 50% птиц впоследствии возвращается на зимовку в ту же самую долину.

В Чесапикском заливе в штате Мэриленд (США) — главном районе зимовки *Viscerhala albeola* на Атлантическом побережье — проводился отлов, мечение и учет зимующих птиц [390]. Повтор-

ные отловы меченых уток позволили установить, что с учетом неполноты вылова птиц ежегодно возвращается на то же самое место зимовки 39% малых гоголей.

В летние сезоны в провинции Манитоба (Канада) были помечены цветными ошейниками 1534 *Branta canadensis* [473]. Меченых птиц регистрировали затем на зимовке (США, Миннесота). На следующий год на прежнее место зимовки вернулось 80% самцов и 77% самок из числа зарегистрированных в прошлую зиму. На второй год вернулось 70% птиц, на третий — 69%, на четвертый — 79%, на пятый — 92% из отмеченных в этом районе ранее. На восьмой год из 13 встреченных с ошейниками казарок только одна изменила прежнему месту зимовки.

В Шотландии в резервате Кэрлэверок окольцевали 94% зимующих здесь *Cygnus cygnus* [211]. В последующие зимы ежедневно наблюдали со специальных вышек за всеми окольцованными птицами. 78% птиц по крайней мере один раз вернулись на зимовку, 40% зимовали здесь с тех пор каждый раз. Из 42 окольцованных молодых птиц вернулось 79% особей.

В течение зимних месяцев в Техасе (США) окольцевали 47 (34 самки и 13 самцов) *Falco sparverius* [217]. В последующие зимы 8 (17%) из них были пойманы в том же районе. Все они, кроме одной особи, были самками. При смертности около 50% возвращаемость достигла 34%. Во всех случаях вернувшихся птиц наблюдали в 50 м от места кольцевания.

В штате Джорджия (США) на большом болоте (Окефеноки), которое служит местом зимовки для значительного количества *Grus canadensis* из восточных популяций, были помечены пластиковыми шейными и ножными кольцами 66 птиц [187]. Восемь из них были также снабжены радиопередатчиками, слежение за которыми велось с катеров и самолетов. Наблюдение за этими особями показало, что средняя продолжительность пребывания птиц на болоте составляет 38 суток (от 10 до 106). Три журавля

Таблица 19

Верность месту зимовки у перелетных птиц

Отряд, вид	Район кольцевания птиц	Процент возврата птиц	Источник
Podicipediformes			
<i>Podiceps ruficollis</i>	ФРГ	26.0	[296]
Anseriformes			
<i>Anas americana</i>	США, Калифорния	50.0	[478]
<i>Bucephala albeola</i>	США, Мэриленд	39.0	[390]
<i>Branta canadensis</i>	США, Миннесота	78.0	[473]
<i>Cygnus olor</i>	Польша	25.0	[206]
<i>C. cygnus</i>	Шотландия	78.0	[211]
Falconiformes			
<i>Falco sparverius</i>	США, Огайо	19.0	[217]
	США, Техас	17.0	[217]

Отряд, вид	Район кольцевания птиц	Процент возврата птиц	Источник
Gruiformes			
<i>Grus canadensis</i>	США, Джорджия	34.4	[187]
<i>Fulica americana</i>	США, Калифорния	11.0	[579]
Charadriiformes			
<i>Calidris maritima</i>	Нидерланды	22.0	[215]
<i>Haematopus ostralegus</i>	Англия	89.0	[300]
<i>Pluvialis dominica</i>	Гавайские острова	85.0	[353]
<i>Philomachus pugnax</i>	Кения	60.0	[455]
<i>Actitis hypoleucos</i>	Венесуэла	56.0	[412]
Piciformes			
<i>Jynx torquilla</i>	Неаполитанский залив, о. Бивара	26.0	[490]
Passeriformes			
<i>Hirundo rustica</i>	Таиланд, Бангкок	18.0	[364]
—»—	Малайзия	2.0	[417]
<i>Troglodytes aedon</i>	США, Флорида	9.6	[532]
<i>T. troglodytes</i>	Италия	10.8	[188]
<i>Cinclus cinclus</i>	Швеция	17.0	[400]
<i>Saxicola rubetra</i>	Восточная Африка	7.7	[428]
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	Северная Нигерия	2.2	[428]
<i>Ph. ochruros</i>	Испания	2.6	[280]
<i>Erithacus rubecula</i>	Италия	11.4	[188]
—»—	Испания	16.0	[334]
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	Южная Уганда	25.0	[454]
—»—	Северная Нигерия	4.5	[428]
—»—	Кения	8.6	[428]
<i>A. scirpaceus</i>	Южная Уганда	13.6	[454]
<i>A. arundinaceus</i>	Тот же	33.3	[428]
<i>A. a. orientalis</i>	Малайзия	65.0	[439]
<i>Sylvia borin</i>	Южная Уганда	5.2	[454]
<i>S. atricapilla</i>	Испания	9.0	[280]
<i>Phylloscopus collybita</i>	Тот же	11.0	[280]
<i>Ph. trochiloides</i>	Индия	52.0	[468]
<i>Prunella modularis</i>	Италия	20.0	[188]
<i>Motacilla alba</i>	Израиль	52.3	[581]
<i>M. flava</i>	Северная Нигерия	2.5	[428]
<i>Lanius collurio</i>	Малайзия	23.0	[416]
<i>Zonotrichia atricapilla</i>	США, Калифорния	50.0	[471]
<i>Z. leucophrys</i>	Тот же	56.4	[471]
<i>Passerina ciris</i>	Южная Мексика	27.8	[271]
—»—	США, Флорида	41.7	[282]
<i>P. cyanea</i>	Гватемала	6.0	[541]
<i>Dendroica virens</i>	Южная Мексика	12.5	[271]
<i>D. magnolia</i>	Тот же	18.2	[271]
<i>Vireo solitarius</i>	Тот же	25.0	[271]
<i>Seiurus aurocapillus</i>	Тот же	16.5	[271]
<i>Icterina virens</i>	Тот же	39.0	[271]
<i>Empidonax minimus</i>	Тот же	26.0	[271]
<i>Dumetella carolinensis</i>	Тот же	8.1	[271]
<i>Mniotilta varia</i>	Тот же	13.3	[271]
<i>Wilsonia citrina</i>	Тот же	36.8	[271]
<i>W. pusilla</i>	Тот же	6.1	[271]
<i>Icterus galbula</i>	США, Сев. Каролина	25.1	[271]

с передатчиками оставались на болоте с ноября по конец февраля, т. е. до начала весенней миграции. Кочевки между болотами были обычны для птиц, но для самого крупного места концентрации (болота Гранд-Прери) характерна очень высокая степень привязанности птиц к нему — 91% птиц оставался здесь до начала весеннего отлета. Из 32 помеченных цветными метками птиц 11 (34%) провели 2 зимы подряд на одном болоте. На верность журавлей месту зимовки решающее влияние оказывает возраст птиц: взрослые особи возвращались в 2.4 раза чаще, чем молодые.

На зимовку на о. Оаху (Гавайские острова) ежегодно возвращается 83—90% помеченных *Pluvialis dominica* [353]. Наблюдениями за этими птицами установлено, что возвращение на зимовку происходит с начала августа до середины сентября.

Анализ 686 сообщений об окольцованных на зимовке в Англии *Numenius arquata* показал, что большинство зимующих птиц остается в течение всей зимы на одной и той же территории и возвращается сюда же в последующие годы [172]. 81% из 200 птиц были найдены в пределах 30 км от места кольцевания в предыдущие годы.

Изучение зимующей популяции *Larus marinus* проводилось на северо-востоке Англии [247]. С помощью пушечных сетей отловлены 424 чайки, которые были помечены цветными кольцами. На основании 23 возвратов колец было выяснено, что зимующие в районе исследования чайки гнездятся на норвежском побережье. 75% выживших взрослых птиц возвращается в последующие годы на прежние места зимовки. Неполовозрелые птицы проявляют меньшую верность — 50% особей возвращается на место предыдущей зимовки.

На о. Вивара (Неаполитанский залив) окольцевали 45 *Jynx torquilla*, 26% из них вернулись на остров на вторую зиму, а 3 особи — на третью зиму [490].

В Бангкоке было окольцовано 20561 зимующая *Hirundo rustica* [364]. В последующие зимы в районе мечения поймали 3720 (18%) окольцованных ласточек. С учетом эффективности отлова в район прежней зимовки, по расчетам Кинга, вернулось 48% птиц.

Зимовки *Cinclus cinclus* изучались в прибрежных районах в северной Швеции на трех реках [400]. Оляпки сюда прилетают, судя по возвратам колец, из Норвегии и Финляндии. Было окольцовано 75 птиц, из них 13 (17%) особей вернулись в последующие годы зимовать на то же самое место.

По данным Мороу [428] из 10000 окольцованных на зимовке в Северной Нигерии *Motacilla alba* в последующие зимы было поймано 248 (2.5%) особей в прежнем районе, а из 200 меченых *Acrocephalus schoenobaenus* — 9 (4.5%) особей. В Восточной Африке из 141 окольцованной *Sylvia borin* на прежнем месте зимовки поймано 6 (4.2%) птиц, из 129 *A. schoenobaenus* — 11 (8.6%) особей, из 120 *A. scirpaceus* — 16 (13.3%).

В Южной Уганде Пирсон [454] окольцевал 118 *A. scirpaceus*,

62 *A. schoenobaenus* и 115 *S. borin*. В последующие годы на прежнем месте зимовки было вновь поймано 16 (13.5%), 8 (13%) и 6 (5.2%) особей соответственно.

Кольцевание *Phylloscopus trochiloides* в листопадном лесу на юго-востоке Индии, где они зимуют, прилетев из Европы, показало, что из 25 территориальных особей 13 (52%) вернулись на следующий год на прежнее место [468]. В Западной Малайзии проводилось кольцевание зимующих *Lanius collurio*, гнездовые районы которых находятся в Восточной Палеарктике, Монголии и Китае [416]. С ноября по апрель было окольцовано 52 птицы, в последующие годы в том же районе было поймано 12 (23%) особей.

В Калифорнии (США) Мевалдт [421] исследовал в районе зимовки подвиды *Zonotrichia leucophrys*, которые там обитают совместно. Из 53 окольцованных взрослых *Z. l. gambelli* 28 (53%) особей были обнаружены в последующие годы в прежнем районе зимовки. Из 41 *Z. l. pugetensis* вернулось 25 (61%) особей. Из 256 меченых первогодков первого подвида поймано на прежнем месте зимовки 74 (29%) особи, из 56 первогодков второго подвида — 19 (34%) особей.

На протяжении 9 зимних сезонов на юге Флориды Фиск [282] окольцевал 1277 *Passerina ciris*, которые прилетают сюда на зимовку. В последующие годы 522 (42%) птицы были вновь пойманы. Большинство птиц были отмечены на месте кольцевания, однако некоторые особи были обнаружены на расстоянии 1.6—8 км от места кольцевания.

Элай с коллегами [271] собрали все данные (до 1976 г.) о возвращении североамериканских видов на зимовку в Южную Мексику. У 17 видов обнаружена верность месту прежней зимовки. Средний процент возврата равен 17, максимальный — 39 (см. табл. 17).

В Северной Каролине (США) Эриксон [273] пометил цветными кольцами 394 *Icterus galbula*, из них 99 (25%) особей были обнаружены в последующие зимы в районе кольцевания.

Итак, многие исследованные перелетные виды проявляют сильную привязанность к постоянным местам зимовки. Средний процент возврата составил около 55 для пластинчатоклювых, 60 для ржанкообразных и 20 для воробьиных (см. табл. 5).

3.2. Непостоянство мест зимовки у некоторых видов

Есть виды, у которых зарегистрирована смена мест зимовки в разные годы. В первую очередь к таким видам относят *Fringilla montifringilla*, который известен своими широкими кочевками в пределах зимнего ареала, расположенного в Западной Европе. Енни [351] проанализировал 222 возврата колец юрков, помеченных или найденных в Швейцарии. Было установлено, что птицы,

гнездящиеся от Финляндии до низовий Оби в СССР, прилетают в район зимовки с центром в южных предгорьях Альп. Данные поимок окольцованных птиц свидетельствуют о большой подвижности птиц во время зимовки: 11 возвратов колец получено в течение зимы с расстояния более 50 км, а 2 возврата с расстояния 240 и 322 км от места первой поимки. На следующий год 64% птиц сменили место зимовки. Главными причинами, обуславливающими смену мест зимовки у этого вида, являются недостаток пищи и сильные снегопады. Основная пища юрка в зимний период — семена бука, урожай которых подвержен значительным колебаниям. По наблюдениям Шеппера [491] в Швейцарии юрки вылетают на места кормежки иногда за 10—30 км и в местах обилия семян бука скапливаются стаями от сотен до многих тысяч особей. Без видимых причин стаи часто меняют место кормежки, однако у юрка наряду с непостоянством мест зимовки обнаружена и верность прежнему месту. Хаар [313] за 10 лет окольцевал в Восточной Штирии (Австрия) 3791 юрка. Повторные поимки показали верность зимовочной территории части птиц. 65 особей ловили в течение нескольких лет на одном и том же месте, некоторые птицы появлялись в районе зимовки из года в год в одни и те же сроки. В то же время 11 окольцованных здесь птиц в последующие годы зимовали в Италии, Бельгии, Франции и ГДР. Шленкер [492] на основании результатов кольцевания и отлова юрков на протяжении нескольких лет в одном и том же месте (в ФРГ) пришел к выводу, что юрки на следующую зиму после кольцевания могут зазимовать в другой части ареала (Северной Италии, Бельгии), а через год вновь вернуться на зимовку в район кольцевания.

Трой [540] анализировал материалы о передвижениях *Acanthis flammea* в Северной Америке по 106 возвратам. Автор пришел к выводу, что индивидуальная приверженность прежнему месту зимовки у чечетки выражена очень слабо. Большинство птиц найдено на расстоянии более 2000 км от места кольцевания, но отдельные особи возвращаются в те же места после года отсутствия.

Юник [580] изучал приверженность к местам зимовки у некоторых американских вьюрковых птиц. На протяжении 17 зим в штате Нью-Йорк (США) было окольцовано 3810 *Carduelis pinus*, от которых получено 1285 (34%) повторов в тот же сезон и ни одного возврата в последующие зимы. От 2637 окольцованных *Coccothraustes vespertinus* в тот же сезон получено 59 (2%) возвратов и ни одного в последующие годы. От 7946 *Acanthis flammea* получены возвраты только в тот же сезон (34%). Из 2822 окольцованных *Carpodacus purpureus* 393 (14%) особи пойманы в тот же сезон и 13 (0.5%) в последующие годы на месте кольцевания. Отсутствие привязанности к местам зимовок у этих видов, по мнению автора, объясняется склонностью их к кочевкам в поисках семян, которыми они питаются.

Таким образом, непостоянство мест зимовки характерно для

тех видов, которые проявляют слабую привязанность и к местам гнездования (см. 2.2). Отсутствие или слабая верность прежней территории у этих видов в первую очередь связана со спецификой их питания. Ресурсы основного корма, которым они питаются, подвержены значительным флуктуациям, однако, судя по отдельным особям, эти виды обладают способностью возвращаться на прежнее место, когда в этом возникает необходимость.

3.3. Что влияет на верность птиц зимовке?

Проявит ли птица верность месту прежней зимовки или нет, в первую очередь зависит от того, достаточно ли в этом месте корма и насколько он доступен. В случае плохой кормовой базы или когда погодные условия препятствуют добыванию корма (мощный снеговой покров, оледенение и т. п.), птицы вынуждены покидать знакомые им территории. Так, Спаанс [519], изучая зимнее территориальное поведение *Sturnus vulgaris* в Нидерландах, обнаружил, что птицы в этом регионе не показывают высокой привязанности к месту предыдущей зимовки в противоположность скворцам в Англии. Автор пришел к выводу, что эти различия объясняются тем, что в Нидерландах условия для зимовки скворцов хуже, чем в Англии. На континенте более суровые зимы, поэтому корм добывать там скворцам значительно труднее, чем в Англии. Пердек [по: 519] обнаружил, что смертность скворцов, зимующих в Нидерландах выше, чем в Англии.

Наблюдения за зимующими в южной Англии *Pluvialis apricaria* показали, что перемещения птиц в сильной степени зависят от погодных условий. Непродолжительное похолодание вызывает активное рассеивание птиц в пределах общего участка стаи, более длительные холода обуславливают эмиграцию ржанок за границу участка с последующим возвращением, когда погода улучшится [290].

У *Sylvia atricapilla*, зимующей в районе Гибралтара (Испания), отмечена зависимость возвращаемости птиц на прежнее место зимовки от урожая ягод, которыми они питаются. В зимы, бедные кормом, отмечена смена мест зимовки [280].

Другим важным фактором, снижающим верность птиц зимней территории, является фактор беспокойства. Птицы предпочитают избегать территории, где велик пресс хищников или человека. В настоящее время в связи с интенсивной вырубкой тропических лесов многие птицы, зимующие в тропиках, вынуждены менять места зимовки. Кольцевание перелетных видов, зимующих в Мексике, показало, что многие птицы возвращаются зимовать на свой прежний участок и ведут строго оседлый образ жизни [346], однако в связи с вырубкой лесов фактор беспокойства настолько усилился, что птицы вынуждены покидать прежние районы зимовки.

Таким образом, на верность птиц зимовке влияют фактически те же факторы, которые определяют и постоянство мест гнездования (см. 2.4).

3.4. Территориальное поведение птиц на зимовке

Долгое время считали, что поведение, связанное с выбором и защитой территории, свойственно птицам только в гнездовой период. Однако сейчас многими исследователями показано, что территориализм птицы проявляют и в районе зимовки, и даже на пролете в местах остановки (см. 3.6).

Скотт [501], наблюдая за зимующими *Cygnus olor* в южной Англии, пришел к выводу, что степень проявления территориальности зависит от температуры и качества территории. Качество территории оценивалось по обилию и разнообразию водной растительности, возможности подкормки человеком, наличию потенциальных пастбищ. Все эти показатели имели положительную корреляцию с количеством пар, остающихся на своих территориях в зимние месяцы. Наиболее сильно защита территории проявлялась при среднем уровне кормовых ресурсов.

Майерс с коллегами [431] исследовал территориальность у различных видов куликов в негнездовой период на побережье в Аргентине и Калифорнии. Из 24 видов, зимующих в Калифорнии, у 11 выявлено территориальное поведение. В Аргентине оно зарегистрировано у 13 из 19 видов. Территориальность куликов имеет разную степень выраженности и длительности (от нескольких дней до 2 месяцев). Во многих случаях территориальные особи добиваются исключительного владения территорией. Защищаемая территория, как правило, фиксирована и с четкими границами, которые охраняются от вторжения других особей. Предполагается, что вариации территориальности у куликов вызваны различиями индивидуальной реакции птиц на местные условия обитания.

Наблюдения за индивидуально мечеными *Haematopus ostralegus* в эстуарии р. Экс (Англия) показали, что птицы кормятся на ограниченных участках всю зиму. Наиболее агрессивные особи кормились в местах с наиболее обильным кормом (мидии). Число найденных и съеденных мидий, а также частоты успешных нападений на других особей были выше у территориальных особей [300].

Радиопрослеживание за 15 *Pluvialis squatarola*, проведенное Вудом [574] с января по март в эстуарии р. Тис (Англия), позволило выделить три группы птиц по характеру их размещения на территории. Тулеса, охраняющие долговременные кормовые территории, регистрируются почти постоянно во время отливов на этих территориях. Владельцы кратковременных территорий иногда меняют места охраны, иногда даже в течение одного дня. Нетерриториальные особи часто перемещаются по отмелям во

время отливов и почти не проявляют привязанности к каким-либо участкам. Наблюдения показали, что ночью тулесы не просто кормятся на своих территориях, но так же, как и днем, активно их охраняют. Установлена связь использования кормовых территорий с погодными условиями: владельцы долговременных территорий перемещаются на временные места кормежки в периоды непогоды с сильным ветром и низкими температурами.

В окрестностях оз. Накуру (Кения) наблюдали за поведением 3 видов каменок — *Oenanthe oenanthe*, *O. leucomela*, *O. isabellina* [262]. Все виды проявляют сильную территориальность. Даже пожар, который произошел в исследуемом районе, не вынудил их к эмиграции. Особи, установившие территории до пожара, оставались на них и после него. Автор пришел к выводу, что зимующие каменки комбинируют две различные стратегии использования зимовочной территории. Устанавливая территории, они защищают их от всех возможных (палеарктических и африканских) конкурентов за пищу, однако при сверхизобилии пищи они могут менять эти территории.

Наблюдения Дэвиса [255] за зимующими *Motacilla alba* в долине р. Темзы (Англия) выявили две категории особей. Одни птицы держались поодиночке вдоль русла реки и защищали кормовые территории, протяженность которых составляла в среднем 300 м. Границы между территориями хорошо выражены и постоянно патрулируются. Отмечена сильная конкуренция за территорию: как только одна из особей исчезала, ее территорию сразу же занимала другая. Большинство территориальных особей кормится на своих территориях в течение всей зимы. Другая категория птиц — стайные особи. Они широко перемещаются в поисках корма (насекомых), не будучи привязанными к какой-то определенной территории. Территориальные трясогузки иногда присоединяются к стайным птицам, но периодически возвращаются на свои территории и изгоняют с них других особей. Территориальное поведение трясогузок зависит от количества пищи, имеющегося на территории. Когда пищи мало, территориальные особи покидают свои участки и кормятся вместе со стайными птицами, навещая свои территории лишь периодически. Когда количество пищи у воды возрастает, территориальные особи проводят на участке целый день, изгоняя с него всех других птиц. Наконец, когда пищи становится еще больше, многие территориальные особи позволяют отдельным птицам собирать корм на своей территории. Такие сателлиты, несмотря на всю эфемерность их связи с данной территорией, активно включаются в ее защиту, наряду с хозяином. При кормежке сателлит и хозяин территории держатся на максимальном расстоянии друг от друга. Расчеты показали, что хозяин позволяет сателлиту использовать свою территорию лишь в том случае, если польза, приносимая его участием в охране территории, превышает ущерб, приносимый им пищевым ресурсам данной территории.

Японские исследователи наблюдали за территориальным поведением *Motacilla alba* близ Токио с октября по март [553]. Территории занимались птицами до ноября и охранялись в течение всей зимы. Средний размер территории составлял 3364 м² в один год и 4519 м² в другой. Кочующие особи пытались вторгнуться на территории оседлых особей. Территориальное поведение по отношению к вторгнувшимся особям включало в себя конфронтацию, угрозу, преследование, драку и настороженность. На ночевку трясогузки улетали в другие места, но каждое утро возвращались обратно.

Прайс [468], исследуя поведение *Phylloscopus trochiloides* в Индии, прилетающей сюда на зимовку, установил, что все птицы, как самцы, так и самки, имели индивидуальные территории на протяжении всей зимы. Птицы на следующий год возвращались на свои территории каждую зиму, оставаясь в тех же взаимоотношениях с соседями. Самцы издают специальный сигнал, выполняющий роль территориальной песни. Территория занимает от 200 до 800 м². Самцы на своей территории не только поют, но и совершают полеты, напоминающие токовые. Исследование показало, что корма (насекомых) для этого вида недостаточно в районе зимовки, что, вероятно, и обуславливает территориальность и конкуренцию.

Итак, на зимовке перелетные птицы могут проявлять территориальное поведение, сходное с таковым в гнездовой период. Птицы занимают конкретные территории, которые охраняют от вторжения других особей. На своей территории птица имеет целый ряд преимуществ: знает, где искать корм и как его лучше добыть, знает, где можно спрятаться от непогоды или хищников и т. п. Все это, вероятно, и обуславливает верность птиц зимней территории. Нестабильность мест обитания на зимовке и колебания кормовых ресурсов могут уменьшать верность птиц зимней территории.

3.5. Верность птиц местам линьки

На связь перелетных птиц с прежним районом линьки исследователи впервые обратили внимание при кольцевании некоторых видов водоплавающих в местах их массового скопления на линьку. Многие водоплавающие после гнездования улетают на линьку в определенные районы, которые иногда удалены на сотни и даже тысячи километров от места размножения. Например, некоторые популяции уток из северной Сибири совершают перелет на линьку за 2 тысячи километров к одному горному озеру, расположенному в Гималаях на высоте 4500 м [по: 59]. Кольцевание птиц в районах линьки показало, что определенная часть особей из года в год возвращается на прежнее место линьки. По данным Исакова [54] 136 меченых *Anas platyrhynchos*, *A. acuta*, *A. crecca* были встре-

чены на тех же самых участках Астраханского заповедника, где линяли в прошлом году. Даже в пределах одного участка заповедника утки выбирали в разные годы одни и те же места.

В Слонском заповеднике в долине р. Варта (ПНР) линных *Anser anser* ловили сетями [401]. Было помечено 1476 гусей и получено 67 возвратов, которые доказывают, что птицы возвращаются сюда же на линьку в последующие годы.

Ардамацкая [3] приводит данные, которые свидетельствуют, что места линьки холостых *Cygnus olor* азовско-черноморской популяции из года в год постоянны. Из 14 лебедей, окольцованных на линьке в Каркинитском заливе, 6 обнаружены там же на следующий год и 3 в близлежащих водах Черноморского заповедника.

Линьку *Calidris minutilla* изучали в одном из районов Калифорнии (США), куда они прилетают с Аляски после размножения. Многие птицы (26% от числа помеченных взрослыми и 22% — молодыми) вернулись сюда же линять в следующий сезон [450]. Линька у взрослых птиц продолжается с июля по ноябрь, а у молодых — с августа по декабрь. После окончания линьки многие птицы оставляют этот район и улетают зимовать дальше на юг.

Повторные поимки *Acanthis flammea* в районе их массового скопления на линьку (в северной Англии) осенью показали, что некоторые взрослые птицы (9 самцов из 91 и 3 самки из 118) возвращаются в этот район линять в последующие годы [274]. Из 470 окольцованных молодых чечеток 16 (3.5%) были пойманы здесь же линяющими в последующие годы. Предполагается, что возвращение чечеток на линьку в исследуемый район объясняется тем, что это место является идеальным для линьки этого вида, благодаря изобилию корма, свежей воды и убежищ.

На основании этих данных можно предположить, что верность местам линьки проявляют и другие перелетные виды. Только ограниченность кольцевания птиц в районах их линьки не дает возможности оценить, насколько характерно для птиц постоянство мест линьки.

3.6. Постоянство миграционных путей и остановок птиц на пролете

Придерживаются ли перелетные птицы из года в год традиционных путей миграции или же каждый год летят новыми путями? Первоначально у исследователей, благодаря визуальным наблюдениям, сложилось впечатление, что птицы мигрируют узким фронтом вдоль берегов морей, долин рек, горных хребтов, т. е. вдоль направляющих линий, однако в дальнейшем с помощью радарных наблюдений и наблюдений в телескоп на фоне Луны было показано, что многие виды мигрируют ночью преимущественно широким фронтом [22, 236]. В настоящее время многие исследователи пришли к мнению, что птицы летят и узким, и широким

фронтом. Одни виды (лебеди, гуси, утки, хищники и др.) нередко следуют во время миграции вдоль побережий и долин, тогда как другие (в основном воробьиные) мигрируют широким фронтом, пересекая моря и горы на большой высоте [22, 59, 70].

Массовое кольцевание птиц во время миграций обычно проводится в местах их наибольшей концентрации — на побережье моря, океана, большого озера, реки или в горах на перевалах и в долинах, т. е. там, где пролет идет узким фронтом. Например, вдоль Куршской косы Балтийского моря во время осенней и весенней миграции летит огромное количество птиц (более миллиона в день интенсивного пролета), которые следуют так называемым Беломоро-Балтийским путем [40]. За 30 лет на косе поймано и окольцовано около 1.5 миллиона мигрирующих птиц 150 видов. За это время получено около 200 повторных поимок пролетных птиц на месте кольцевания в последующие годы. Хотя доля повторных поимок птиц мала (у разных видов она колеблется от 0.01 до 0.1%) все же можно считать, что, по крайней мере, некоторые виды (*Phylloscopus trochilus*, *Fringilla coelebs*, *Spinus spinus*) проявляют верность пути миграции через Куршскую косу. Повторные поимки этих видов свидетельствуют также о постоянстве индивидуальных сроков пролета птиц через косу (рис. 13). Доказа-

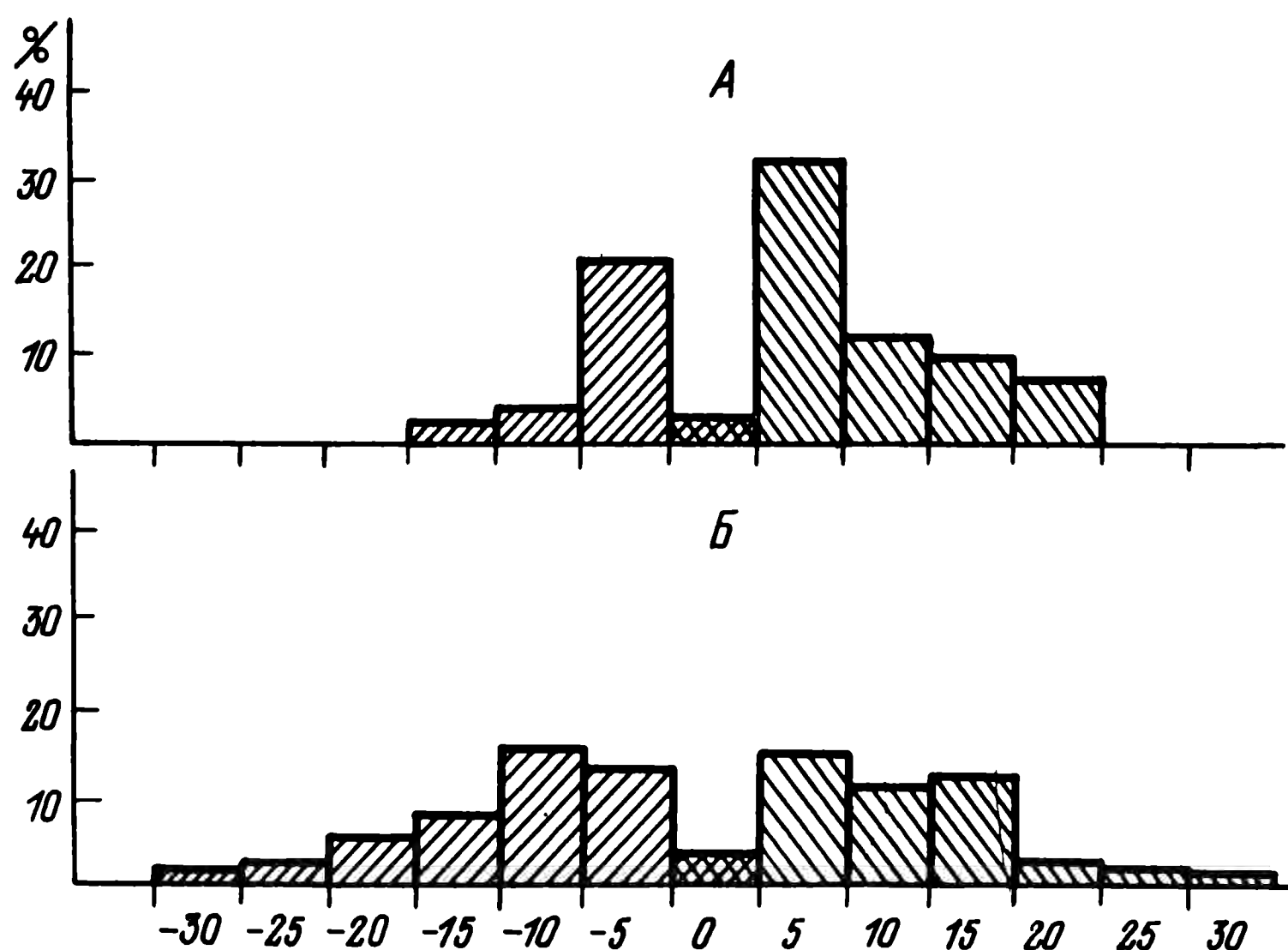


Рис. 13. Отклонение в индивидуальных сроках пролета *Fringilla coelebs* через Куршскую косу осенью (А) и весной (Б):

На оси абсцисс — количество суток между датами поимок в разные годы: минус — отклонение в сторону более раннего пролета; плюс — в сторону более позднего пролета. На оси ординат — доля птиц от общего числа повторных поимок (для осени $n=20$, для весны $n=55$)

тельства постоянства путей и сроков миграции для целого ряда перелетных птиц в настоящее время получены многими исследователями как в нашей стране [32, 103, 158], так и за рубежом [258, 347, 532].

Зигнер [510], анализируя возвраты *Anas crecca* в Западной Европе, пришел к выводу, что взрослые птицы проявляют верность пролетным путям на протяжении ряда лет. 13.5% повторных встреч приходится на прежнее место, где они были помечены во время миграции.

Инслей и Янг [347] на основании повторных поимок *Charadrius hiaticula* на южном побережье Англии пришли к заключению, что галстучники используют одни и те же пролетные пути в разные годы.

Весенняя миграция *Accipiter striatus* идет по обоим берегам оз. Мичиган (США). Некоторые птицы в течение ряда лет летят одним и тем же путем. На мысе Уайтфиш были повторно пойманы 15 (0.2% от числа окольцованных) ястребов через 1—4 года после мечения [258].

Troglodytes aedon мигрируют через восточную часть Аппалачских гор (США). Анализ возвратов окольцованных крапивников свидетельствует о верности пути миграции у этого вида [532].

Немецкие исследователи, наблюдая за миграцией птиц над Сахарой, пришли к выводу, что часть птиц летит широким фронтом, а часть — вдоль природных направляющих линий (цепи оазисов и зеленых понижений), остатков неолитического «зеленого» периода Сахары, который имел место около 5500 лет назад [174]. Этого исторического пути птицы, вероятно, придерживаются из года в год, судя по отдельным повторным поимкам окольцованных птиц.

К настоящему времени появилось немало свидетельств того, что во время миграции птицы придерживаются не только постоянных маршрутов, но и знакомых им мест остановок. Некоторые остановки являются традиционными, где пролетные птицы (преимущественно журавли, утки, гуси, лебеди и др.) останавливаются на отдых и кормежку на протяжении десятков, а может быть, и сотен лет. Например, в бассейне р. Платт-Ривер (США, штат Небраска) ежегодно весной собираются в большом количестве *Grus canadensis* и *Anser albifrons* [507]. Это место лежит в стороне от прямого пути к гнездовой области этих видов. Предполагается, что журавли и гуси используют это место для остановки со времен висконсинского оледенения, когда их тундровые и таежные гнездовые биотопы были смещены далеко на юг под натиском наступающего ледника. Долина этой реки, видимо, служила временным пристанищем для ранних мигрантов в период, когда в гнездовой области сохранялись зимние условия ввиду близости ледника.

Миграция куликов, размножающихся на северо-востоке Канады и в Гренландии, проходит через Исландию [558]. В мае *Calidris canutus*, *Arenaria interpres*, *Ch. hiaticula* останавливаются

в Исландии до 3 недель для восстановления жировых ресурсов. Они используют для кормежки и отдыха приливно-отливную зону на западном побережье. В Северной Каролине (США) кулики используют осенью два резервата в качестве миграционных остановок [466]. Большинство куликов, судя по повторным поимкам, остается на одном месте по крайней мере 6 суток. Жировые резервы, накопленные здесь большинством птиц, могли обеспечить длительный беспосадочный перелет на 3500 км. Во впадине Ченни (США, Канзас) весной и осенью останавливаются тысячи *Calidris mauri*, которые гнездятся на Аляске [505]. Средняя продолжительность остановки взрослых птиц составляет 34 суток, молодых — 13 сут. Видимо, впадина Ченни является одним из 2—3 пунктов остановок куликов при трансконтинентальном перелете.

Данные кольцевания подтверждают, что перелетные птицы могут из года в год пользоваться на пролете одними и теми же местами для отдыха и кормежки. В октябре—декабре близ оз. Эри (Канада) были пойманы и помечены цветными ошейниками 989 *Branta canadensis*, которые останавливаются там на отдых во время миграции [372]. В этом районе птицы держатся тремя большими группами, которые используют разные места кормежки и ночевки. На следующий год около 40% помеченных особей были вновь встречены в этом районе, причем большинство (75%) из них держались на тех же участках.

Смит [513], наблюдая за мечеными *Charadrius semipalmatus* на изолированном участке побережья в штате Массачусетс (США), выяснил, что одни и те же птицы ежегодно посещают данный пункт на осеннем пролете. Средняя продолжительность остановки птиц — 23 сут. Галстучники, кольцевавшиеся в 10 и 30 км севернее, ни разу не отмечены в данном пункте. Средняя ожидаемая величина возвращения птиц на следующий год — 56%, а по расчетам за годы наиболее тщательных исследований — 72%.

Кнорр [371] сообщает о 41 возврате из 137 окольцованных во время осенней миграции в штате Нью-Джерси (США) *C. mauri*. На следующий год 30% птиц вернулось на прежнее место.

Некоторые данные кольцевания свидетельствуют и о постоянстве миграционных остановок у воробьиных птиц. В Швеции одну *Luscinia svecica* на протяжении 4 осенних сезонов ловили в определенном месте [521]. Имеются сведения, что воробьиные птицы, мигрирующие через Сахару, могут пользоваться из года в год одними и теми же оазисами для отдыха и кормежки [174].

В местах остановки птицы могут проявлять типичное территориальное поведение. Например, Бибби и Грин [207], изучая поведение *Ficedula hypoleuca* в Португалии, где они останавливаются осенью перед перелетом в Африку, установили, что некоторые особи занимают территорию и защищают ее от других особей. отдельные птицы держались на одном и том же месте до 9 суток.

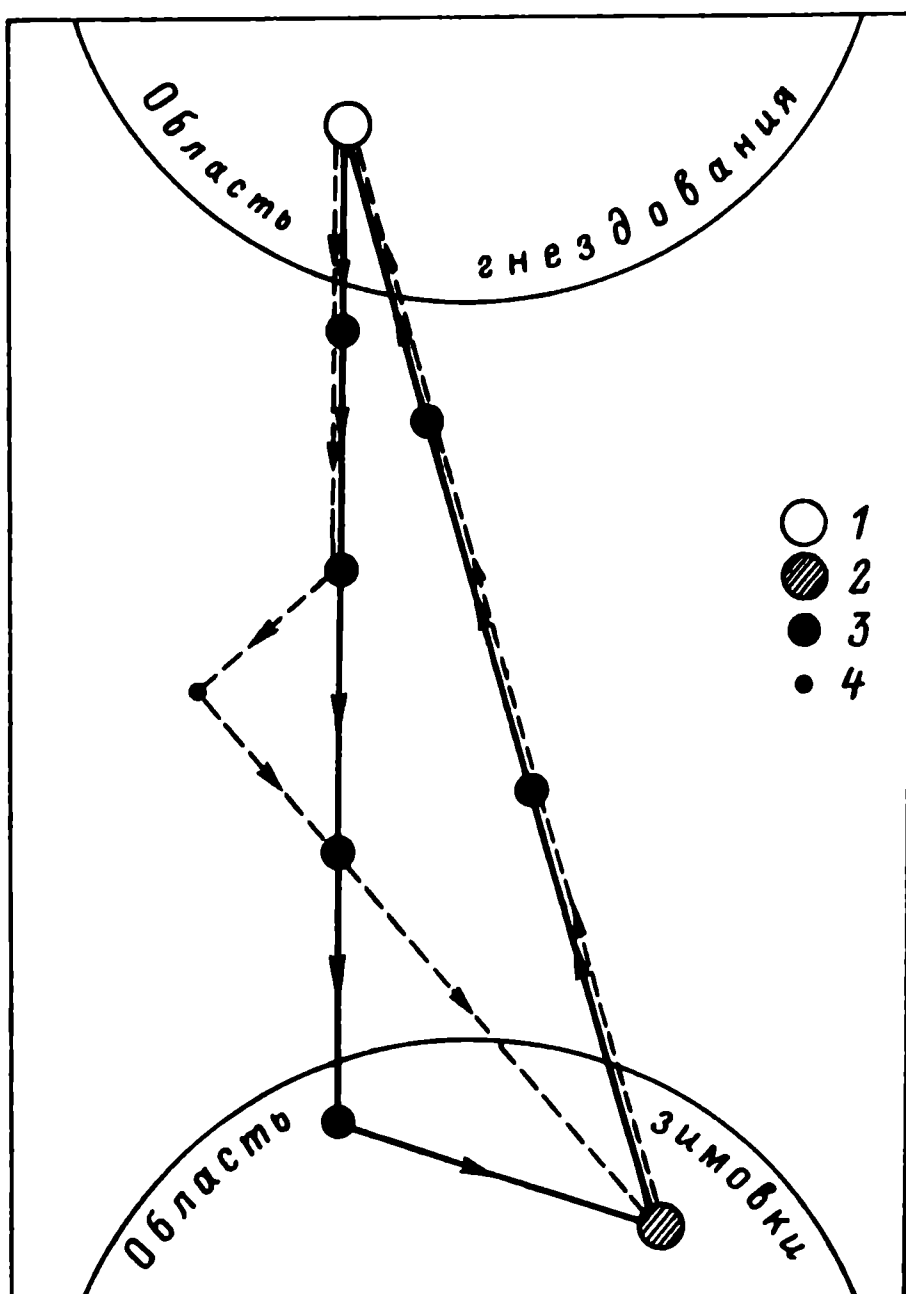
Раппол и Уорнер [472] отлавливали паутинными сетями остановившихся во время осенней и весенней миграции воробьиных

птиц в Техасе (США). Они обнаружили, что на месте миграционной остановки птицы проявляют поведение, связанное с защитой территории. Наиболее интересный материал получен по *Seiurus noveboracensis*. Жирные птицы останавливаются ненадолго, не проявляют агрессивности и держатся стаями, тощие же особи занимают пригодную для интенсивного питания территорию поодиночке, проявляют агрессивность по отношению к другим особям. Элементы территориальности в местах остановки авторы обнаружили еще у 14 видов.

Таким образом, есть основания предполагать, что многие перелетные птицы из года в год придерживаются постоянных путей миграции. Они могут останавливаться для отдыха и кормежки в определенных местах, с которыми устанавливают связь (см. 5.6). Возможно, что миграция для многих птиц представляет собой серию перелетов (бросков) от одной знакомой остановки до другой на всем протяжении пути между районом гнездования и зимовки (рис. 14).

Рис. 14. Гипотетическая схема «поэтапной» миграции перелетных птиц при первом и последующих перелетах:

1 — район будущего гнездования (цель первой весенней миграции); 2 — район зимовки (цель второй и последующих осенних миграций); 3 — основные места остановок во время миграции (промежуточные цели при последующих миграциях); 4 — случайное место остановки при смещении с трассы миграции (целью при миграциях не является). *Сплошная линия* — путь первой осенней и весенней миграций, *прерывистая* — путь при последующих миграциях



Глава 4

ДИСПЕРСИЯ, ЭМИГРАЦИЯ И ИММИГРАЦИЯ ПТИЦ

Дисперсия и эмиграция, в противоположность филопатрии, приводят к расселению птиц от места их рождения или гнездования. Расселение (активное или пассивное) характерно для большинства низших и высших животных. Расселение на суше, в воде и воздухе — явление уникальное. У большинства животных, пишет Майр [79], способность к расселению так велика, что иногда остается лишь удивляться тому, что биогеографические преграды вообще существуют. Расселение у животных происходит, как правило, на ранних (ювенильных) стадиях развития. Способность молодых особей к расселению от места рождения в значительной степени определяет популяционную структуру вида. Устойчивый и высокий поток генов, который обеспечивает дисперсия особей, служит главным фактором, определяющим генетическую интегрированность между популяциями. По расчетам Майра [79] замещение генов в локальной популяции за счет иммиграции в 100 раз больше, чем за счет мутаций. Левонтин [72] предполагает, что даже такой незначительной интенсивности иммиграции, как одна особь на тысячу за поколение, достаточно для предотвращения дифференциации популяций умеренной величины. Большой и непрерывный приток «чужих» генов в локальную популяцию не дает ее генофонду достигнуть полной стабильности, разрушает адаптированность популяции к конкретным условиям обитания.

4.1. Терминология

Наиболее широко используют определение дисперсии (*dispersal*), данное Говардом [343] — дисперсия особей у позвоночных есть перемещение животных из точки рождения в место их размножения (или будущего размножения), если они выжили и обнаружены. Это определение применимо только к молодым особям. В англоязычной литературе разделяют следующие понятия дисперсии:

1. Послегнездовая (ювенильная) дисперсия (*postbreeding dispersal, postfledging dispersal*) — перемещение

птицы из точки рождения в место, откуда она начнет осеннюю миграцию (для перелетных птиц) или место, где она останется зимовать (для оседлых птиц).

2. Предгнездовая (натальная) дисперсия (*natal dispersal*) — перемещение птицы из точки рождения в место первого гнездования. Применение термина «натальная дисперсия» в отечественной литературе, к сожалению, ограничено, поскольку нередко исследователями, особенно териологами, этот термин нередко применяется для обозначения ювенильной дисперсии, поэтому мы вынуждены ввести новый термин — «предгнездовая дисперсия», аналогичный английскому термину «натальная дисперсия».

3. Гнездовая дисперсия (*breeding dispersal*) — перемещение взрослой птицы от одного места гнездования к другому в разные годы.

4. Вынужденная дисперсия (*spacing*) — перемещение птицы из места, куда она вернулась весной для размножения (для перелетных видов) или осталась после зимовки для размножения (для оседлых видов), в новое место под влиянием каких-то внешних факторов (изменение биотопа, разрушение прежнего местообитания, занятие территории другими особями и т. п.).

Для оседлых птиц следует, с нашей точки зрения, ввести еще одно понятие — «весенняя дисперсия» — для обозначения перемещения птицы от места зимовки в место, где она будет гнездиться.

Термины «ближняя» и «дальняя дисперсия» используются, когда хотят подчеркнуть, на какое расстояние расселяется птица. Обычно перемещения в пределах нескольких километров рассматривают как ближнюю дисперсию. Перемещения на десятки и сотни километров называют дальней дисперсией.

Эмиграция (*emigration*) — выселение взрослых особей за пределы прежнего местообитания. Иммиграция (*immigration*) — вселение молодых и взрослых особей в район, в котором они ранее не обитали. Вселившуюся особь принято называть иммигрантом (*immigrant*). Особь, обитающую в районе рождения, называют «местной» (*native bird*) или автохтоном (*autochthon*). Иногда местную особь называют «резидентом» (*resident*).

Абмиграция (*abmigration*) — уклонение особи от трассы миграции, перелет или недолет до своего места гнездования вследствие брачного поведения.

4.2. Послегнездовая дисперсия перелетных птиц

2.1. Кочевки птиц в районе рождения

После оставления гнезда слетки определенное время держатся с родителями (или с одним из родителей), которые их водят либо

непосредственно около гнезда, либо на каком-то расстоянии от него. Например, у альбатросов слетки на потяжении первых месяцев жизни до подъема на крыло (в возрасте 5 месяцев) кочуют пешком в пределах 2 км от гнезда [281]. Взрослые птицы у *Diomedea immutabilis* кормят молодых только непосредственно возле гнезда, поэтому слеткам приходится постоянно возвращаться к нему после своих кочевок.

У уток самка часто сразу уводит выводок от гнезда. Американские исследователи провели (в штате Северная Дакота) с помощью радиопередатчиков, прикрепленных к спине самкам крякв, слежение за перемещениями 25 выводков [531]. До подъема на крыло (в возрасте около 2 месяцев) выводки использовали от 1 до 10 водоемов, причем большинство перемещений по суше наблюдались до 2-недельного возраста. Площадь обитания варьировала от 4 до 20 га (в среднем 11 га). Территория, на которой осуществлялись перемещения выводка, обычно резко возрастала в первую неделю и почти стабилизировалась после 15-суточного возраста. Наблюдения за 14 самками *Aix sponsa*, снабженными радиопередатчиками, показали, что в первые два дня после ухода с гнезда самки вели выводок к определенным местам на расстоянии до 9 км вдоль реки [512]. Выводки в 5 раз чаще держались в старицах, чем в русле реки. Иногда они перемещались между старицами посуху, но река все равно служила основной магистралью для перемещения выводков. Перемещения выводков в первую очередь связаны с поиском наиболее богатых кормом мест. Старицы более богаты растительностью, чем сама река. Визуальные наблюдения Бауманиса [15] за выводками *Aythya fuligula* на прудах в восточной Латвии показали, что лишь незначительная часть выводков, покинув гнезда, оставалась на родном пруду, подавляющее большинство (84%) уже в течение первых дней, пересекая дамбы, перемещается на другие пруды, где проводит все остальное время постэмбрионального развития. Лишь в отдельных случаях отмечена смена пруда после первоначального перемещения. Автор предполагает, что самка целенаправленно отводит своих утят на пруды с наиболее благоприятными условиями кормежки.

У дневных хищных птиц молодые после оставления гнезда (в возрасте более месяца) держатся вместе с родителями довольно долго. Например, у *Falco tinnunculus* выводки не распадаются до осеннего отлета [106]. Молодые *Accipiter nisus*, по данным Ньютона [436], после оставления гнезда держатся в его окрестностях в течение 3—4 недель, где их продолжают кормить родители.

У куликов в первые сутки пуховички держатся вблизи гнезда. Потом они начинают проявлять активность. Например, у *Arenaria interpres* оперившиеся птенцы переселяются из шхер (Балтийское море) на открытый берег [112]. Летать молодые начинают на 25 сутки. Незадолго до этого самки оставляют выводки и откочевывают. Самцы же держатся с выводком до тех пор, пока птенцы

не станут вполне самостоятельными. У *Haematopus ostralegus* в течение 3 недель, пока родители выкармливают птенцов, семья каждый вечер возвращается на свой гнездовой участок [112]

Бюргер [228] наблюдал за послегнездовым поведением *Larus argentatus* в штате Нью-Джерси (США). Родители и молодые были помечены цветными кольцами и краской. В возрасте до 70 суток 85% молодых возвращается после кочевок в районе рождения на родную территорию, после 80 суток возвращается только 6%. Самостоятельно молодые чайки начинают кормиться в возрасте около 70 суток.

Чистики покидают гнезда в возрасте 20—45 суток. Птенцы обычно сразу после этого вместе с родителями отплывают в открытое море и теряют связь с сушей [96].

У воробьиных птиц вылет птенцов из гнезда происходит преимущественно в возрасте от 10 до 20 суток [81]. У многих видов птенцы после вылета еще не способны летать, поэтому они перемещаются либо прыжками по земле, либо перепархивая с ветки на ветку. Дуплогнездники, в связи с более длительным пребыванием в гнезде, способны к полету сразу после вылета из гнезда. Крупные виды начинают летать обычно позднее мелких: вороны становятся летными в возрасте 35 суток, сойки — 25 суток, дрозды — 16 суток, славки — 14 суток [68]. Кочевки выводков у ряда видов начинаются еще до того, как молодые научатся летать. Мальчевский [81] наблюдал, как не умеющие еще летать птенцы *Sylvia borin* и *S. atricapilla* пересекали поляны, двигаясь всем выводком в каком-нибудь определенном направлении. Наблюдения Ильиной [51] за послегнездовой жизнью *Fringilla coelebs* на Куршской косе показали, что после вылета из гнезда (в возрасте 12—14 суток) птенцы рассредотачиваются в радиусе 10—20 м от него. В первые сутки слетки перемещаются мало и держатся на территории радиусом 50 м (табл. 20). В это время выводки тяготеют к местам, богатым хорошими укрытиями, в частности густым посадкам сосны и участкам лиственного леса с выражен-

Таблица 20

Дальность перемещения слетков *Fringilla coelebs* в составе выводка и самостоятельно в зависимости от возраста на Куршской косе [127]

Возраст слетков, сутки	Количество поймок	Среднее расстояние от гнезда, м	Пределы расстояний, м
11—15	21	47	5—400
16—20	29	150	10—400
21—25	66	196	10—2000
26—30*	75	237	10—2000
31—35	80	610	10—3500
36—45	82	620	30—20000

Примечание * — возраст, в котором выводок распадается

ным подлеском. Птенцы старше 16 суток становятся более подвижными, активно следуют за родителями. Радиус перемещения выводка увеличивается (см. табл. 20). В возрасте 21—25 суток они распределяются уже на территории радиусом 200 м. Распадение выводка происходит в среднем при достижении птенцами 29-суточного возраста. Максимальная продолжительность сохранения выводка — 35 суток с момента вылупления птенцов. После этого особи из одного выводка уже не образуют общей группировки, а предпочитают перемещаться индивидуально. К моменту распада выводка большинство слетков находится на расстоянии 240 м от гнезда [127]. Максимальное расстояние, на котором был встречен меченый нераспавшийся выводок (в возрасте 20 суток), составило 500 м от места рождения. Выводки с родителями уходили из района гнезда как в северо-восточном, так и юго-

Таблица 21

Доля молодых (%) *Ficedula hypoleuca*, прилетевших в район отлова с разных расстояний в зависимости от их возраста, на Куршской косе

Возраст птиц в день поимки, сутки	Расстояние от места вылупления до места поимки, км							Суммарный процент и число птиц	
	0—1	1,01—2,00	2,01—3,00	3,01—4,00	4,01—5,00	5,01—10,00	более 10		
								%	n
20—30	74.8	9.8	6.5	4.9	4.0	0	0	100	123
31—40	49.2	20.3	11.9	10.2	6.8	1.1	0.5	100	177
41—50	36.8	25.0	11.8	9.2	2.6	9.2	5.3	100	76

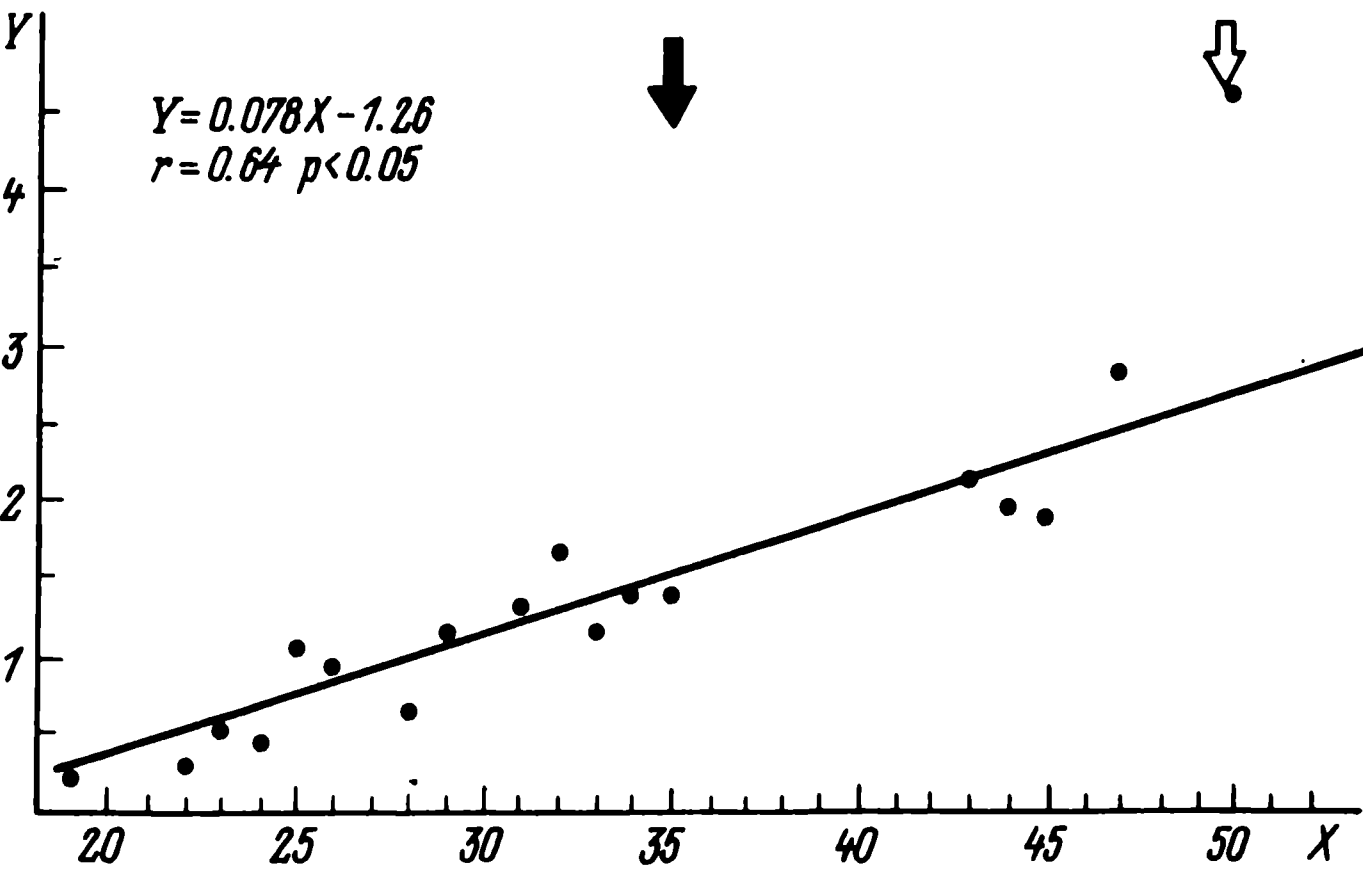


Рис. 15. Зависимость средней дистанции дисперсии от возраста птиц у *Ficedula hypoleuca* на Куршской косе [133]:
 На оси абсцисс — возраст птиц, сут; на оси ординат — средняя дистанция дисперсии птиц, км. Темной и светлой стрелками указан возраст начала и окончания периода импринтинга птицами района будущего гнездования

западном направлении, что обусловлено расположением Куршской косы относительно стран света.

У *Ficedula hypoleuca* после вылета из гнезда слетки держатся в составе выводка около 2 недель (до 30-суточного возраста). На Куршской косе в это время большинство особей (75%) кочует в пределах 1 км от родного гнезда (табл. 21, рис. 15), хотя часть особей к моменту распада выводка успевает уйти на 2—5 км от места рождения. Повторные отловы (до 5 раз) одних и тех же особей ($n=38$) в большие стационарные ловушки, противоположно направленные, показали, что птицы перемещаются то к северо-востоку, то к юго-западу от места вылупления, совершая таким образом «челночные» кочевки размахом до 600 м [133].

Продолжительность пребывания молодых птиц в районе рождения (в радиусе 1 км) у воробьиных птиц, гнездящихся на Куршской косе, заметно варьирует (рис. 16). Раньше всех из района рождения уходят (70% особей) *Hirundo rustica*, *Hippolais icterina*, *Motacilla alba*, *Carpodacus erythrinus*. Дольше всех задерживаются в районе рождения *Sylvia curruca* и незначительная часть (около 10%) особей у *Anthus trivialis* и *Fringilla coelebs*. Зяблики, родившиеся в изолированном от лесного массива косы участке, держатся в среднем на 12 суток дольше, чем в районе полевого стационара «Фрингилла», где лес тянется непрерывной полосой (рис. 17). Средняя продолжительность нахождения в районе рождения зябликов из ранних и поздних выводков практически не отличается (рис. 18), в то время как у мухоловки-пеструшки птицы, родившиеся в первой декаде июня, покидают (70% особей) район рождения к 38 суткам, а родившиеся во второй и третьей декадах — в возрасте 35 и 33 суток соответственно [133]. Таким образом, чем позже по календарным срокам рождается мухоловка-пеструшка, тем раньше она уходит из окрестностей места вылупления (см. рис. 6). В районе нашего исследования подавляющее большинство особей (90%) у воробьиных перелетных птиц покидает район рождения к 40—50-суточному возрасту до 1—10 августа (см. рис 16).

4.2.2. Дальность послегнездовой дисперсии

После ухода из района рождения до начала осенней миграции молодые птицы могут переместиться на самое разное расстояние от родного гнезда. Одни особи расселяются в пределах нескольких километров, в то время как другие улетают на десятки и сотни километров от места вылупления. Виксне [26] предложил разделять ближнюю и дальнюю дисперсию. Природа близкого и дальнего расселения, считает Виксне, существенно отличается. Расселение на дальние расстояния, вероятно, в большинстве случаев осуществляется как врожденный акт, тогда как расселение в пределах нескольких километров может быть вызвано чисто внешними

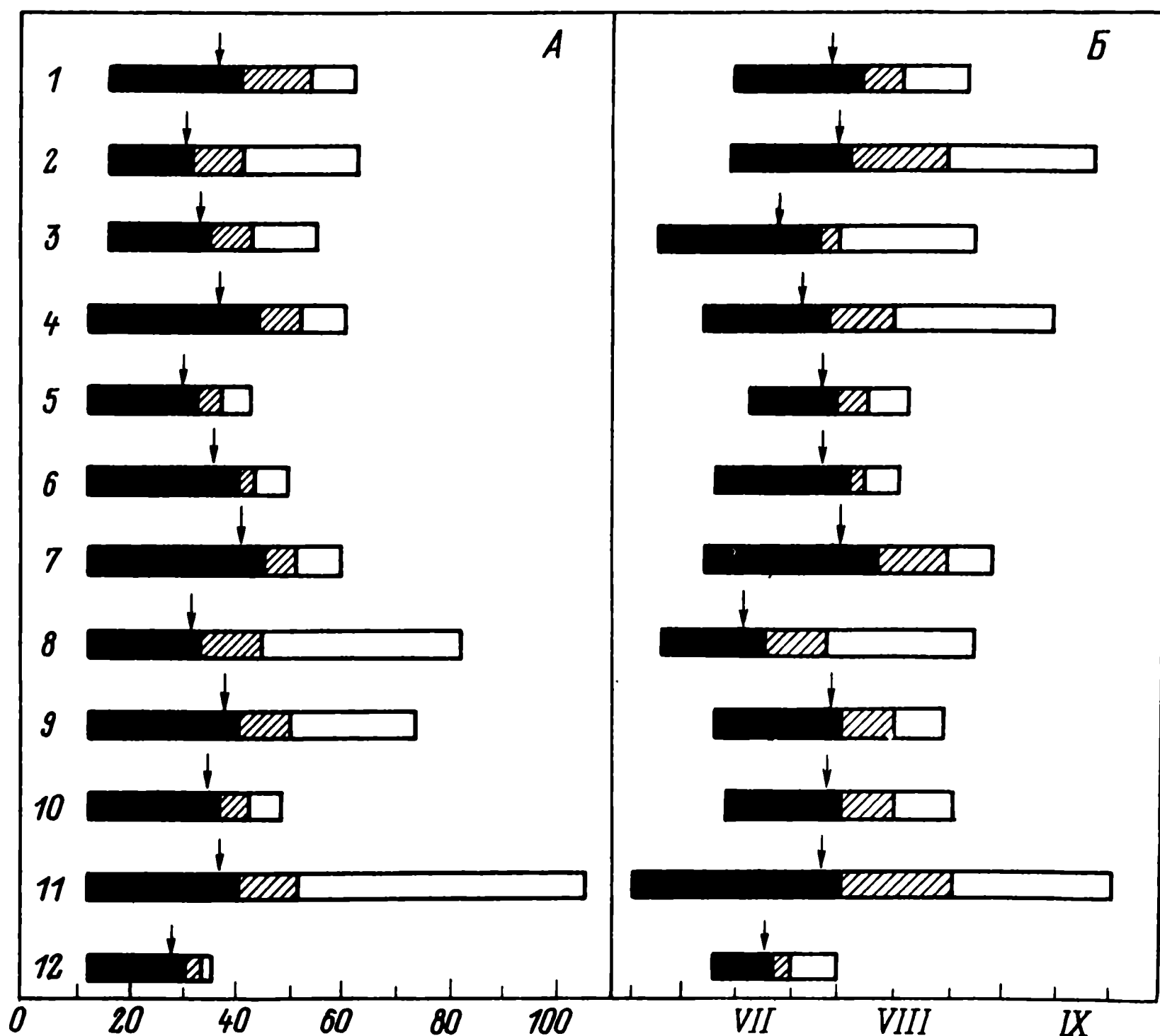


Рис. 16. Продолжительность пребывания в районе рождения молодых птиц у 12 перелетных видов на Куршской косе:

А — возрастные сроки, Б — календарные.

1 — *Jynx torquilla* (n=31), 2 — *Hirundo rustica* (47), 3 — *Ficedula hypoleuca* (148), 4 — *Phylloscopus trochilus* (363), 5 — *Hippolais icterina* (115), 6 — *Sylvia nisoria* (158), 7 — *Sylvia curruca* (273), 8 — *Motacilla alba* (68), 9 — *Anthus trivialis* (21), 10 — *Lanius collurto* (45), 11 — *Fringilla coelebs* (339), 12 — *Carpodacus erythrinus* (26).

Начало темной полосы — возраст или сроки, к которому большинство птенцов у данного вида покидает гнездо; конец темной полосы — возраст и сроки, к которому 70% особей уходит из района рождения; конец заштрихованной полосы — 90% особей; конец светлой полосы — 100% особей, стрелка — уход 50% особей. На оси абсцисс — возраст птиц, сут (А) и календарные сроки (Б)

факторами. Мальчевский [84] считал, что характеристики ближней дисперсии, с эволюционной точки зрения, являются и характеристиками «гнездового консерватизма», так как они отражают степень оседания птиц при возврате их весной в районе рождения или около него. Во всяком случае, к существенному обмену генной информацией между популяциями ближняя дисперсия может привести лишь с течением очень длительного времени и то при отсутствии территориально-механической изоляции. Дольник [39] высказал предположение, что дальняя дисперсия части особей популяции, при которой рассеивание происходит во всех или многих направлениях, определяется генетическими особенностями особи и не связана непосредственно с пищевым фактором.

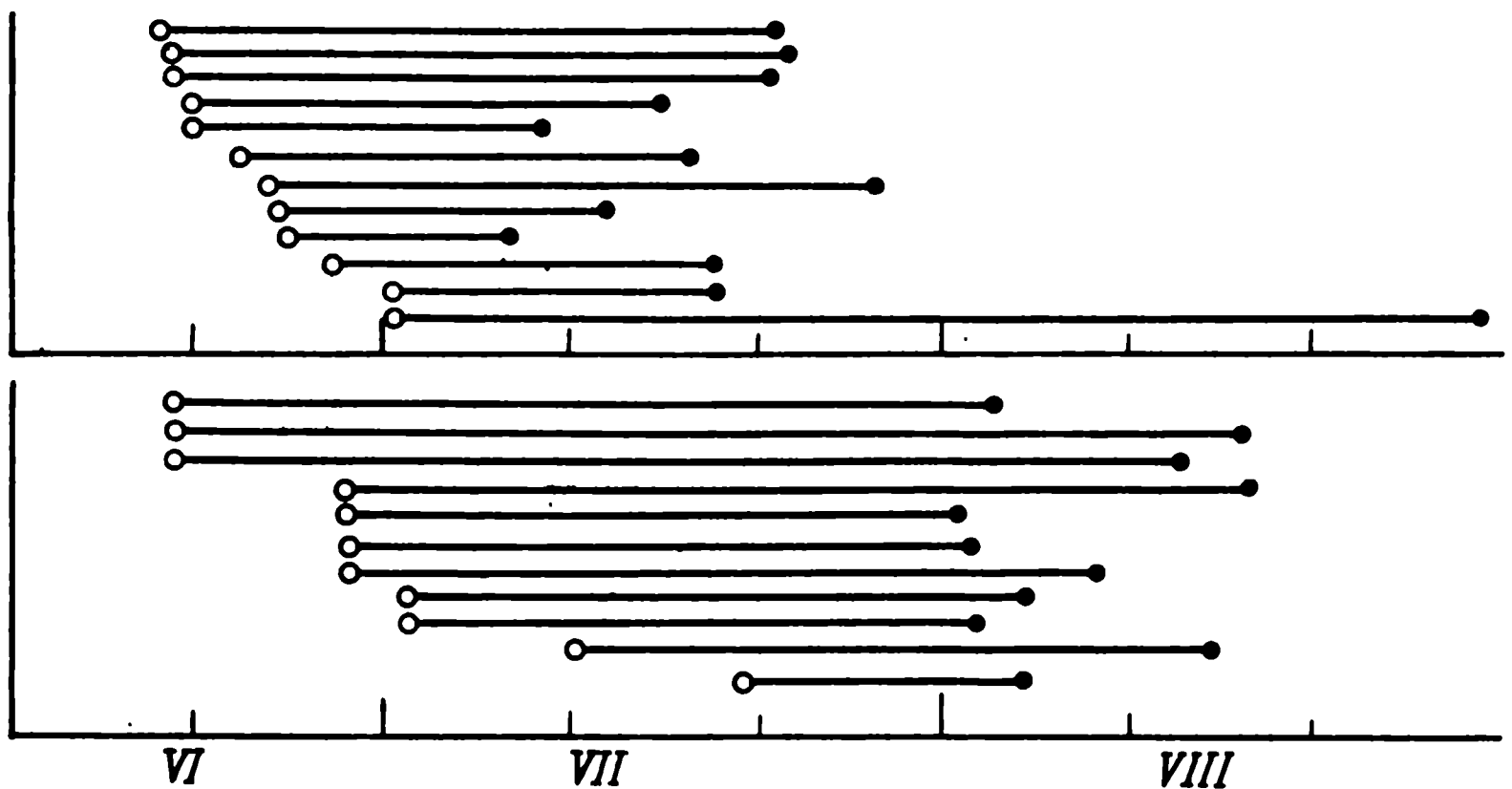
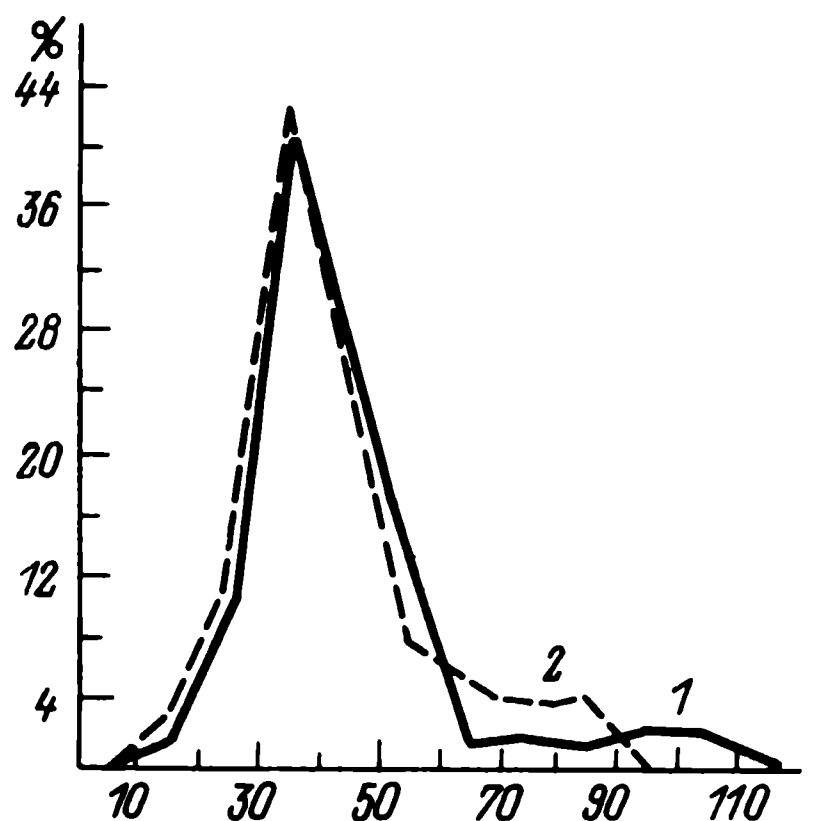


Рис. 17. Продолжительность пребывания в районе рождения молодых *Fringilla coelebs* в непрерывном (А) и изолированном (Б) участках леса на Куршской косе:

Каждая линия — одна особь; начало линии — дата вылета птицы из гнезда; конец линии — дата последнего отлова птицы в исследуемом районе. На оси абсцисс — календарь

Рис. 18. Возраст ухода молодых *Fringilla coelebs* из ранних (1) и поздних (2) выводков из района рождения на Куршской косе [127]:

На оси абсцисс — возраст птиц, сут; на оси ординат — доля пойманных птиц



Рассмотрим некоторые примеры послегнездовой дисперсии у перелетных птиц. Дорст [264] приводит сведения о том, что как только молодые *Ardea cinerea* встанут на крыло, они широко разлетаются. Птицы, окольцованные птенцами в Центральной Франции, были в июле и августе пойманы не только в северных районах Франции, но и в Бельгии, Голландии, ФРГ и даже Англии. Серые цапли, которые были помечены птенцами в ГДР, отлавливаются в июне в радиусе до 25 км от места вылупления, а в июле — до 50 км, но из мест с небольшим количеством водоемов птицы могут улетать и дальше — до 500 км [68]. В августе часть птиц обнаруживается на расстоянии 1000—2000 км. В сентябре около

80% повторных встреч приходится на районы, расположенные севернее 50° с. ш. Столь выраженные послегнездовые перемещения характерны и для других видов цапель. Предполагается, что эти перемещения связаны с поиском оптимальных мест кормежки и будущего гнездования.

У *Anas platyrhynchos*, как показала Шеварева [149], 84% особей распределяется в послегнездовой период в пределах 120 км от места рождения, 16% особей расселяются на большие расстояния (до 1000 км).

Дневные хищники (орлы, канюки, луны, ястреба, сокола) расселяются в первое свое лето преимущественно в пределах нескольких десятков километров от родного гнезда. Например, *Buteo buteo*, окольцованные птенцами в ГДР, в июле встречаются в пределах 40 км от места вылупления [86]. В августе из 37 встреч окольцованных птиц 6 особей обнаружены на расстоянии свыше 50 км от гнезда, самая дальняя встреча была зарегистрирована в 172 км. У *Falco tinnunculus* окольцованные молодые птицы в июне и июле встречаются преимущественно в пределах 20 км от места рождения (рис. 19), хотя отдельные особи были обнаружены на расстоянии нескольких сотен километров — до 400 км [106]. В августе они расселяются еще дальше.

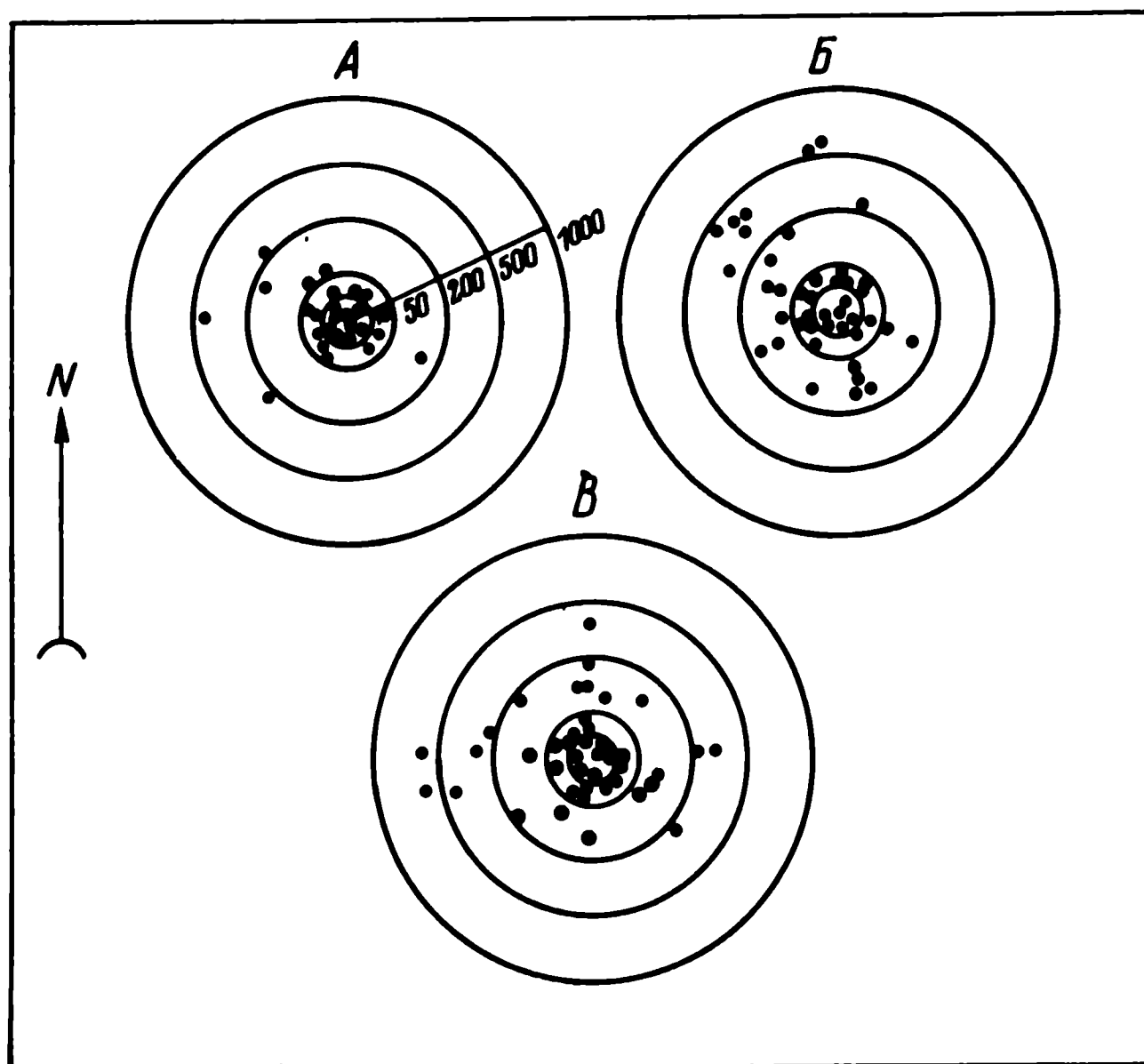


Рис. 19. Ювенильная и предгнездовая (натальная) дисперсия у *Falco tinnunculus* в ГДР [106]:

А — находки окольцованных молодых птиц в июне—июле; Б — находки в августе; В — находки птиц на 2-ом и 3-ем году жизни. Расстояние от центра круга (места рождения) соответствует логарифмическому изображению границы 10, 50, 200, 500 и 1000 км

Нисбет [438] установил, что молодые *Sterna hirundo* широко дисперсируют в период после поднятия на крыло. Некоторые особи перемещаются на 400 км от родной колонии в различных направлениях. Вообще расселение на большие расстояния характерно для многих видов чаек.

Мелкие воробьиные птицы тоже проявляют склонность к расселению в молодом возрасте, правда дальность их дисперсии обычно меньше, чем у крупных видов. Кольцевание птенцов *Riparia riparia* и последующий их отлов в послегнездовой период в Англии показал, что из 74 поимок 39 (53%) были получены с расстояний до 50 км, 17 (23%) — от 50 до 100 км, 15 (20%) — от 100 до 200 км и 3 (4%) — более 200 км [413].

Ленгслоу [381] проанализировал 439 сообщений о находках окольцованных в Англии и Ирландии *Sylvia atricapilla*. Анализ показал, что в июле—августе молодые птицы расселяются лишь в пределах 25 км. Только в сентябре, когда у черноголовки начинается осенняя миграция их обнаруживают на расстоянии более 100 км.

Хаукиоя [327] исследовал послегнездовую дисперсию у *Emberiza schoeniclus* в Финляндии. Он установил, что до 15 июля молодые овсянки держатся в пределах 2 км от места вылупления, а с 16 июля по 25 августа, когда у них идет постювенийная линька, они распределялись в радиусе 4 км от гнезда.

Анализ 415 поимок окольцованных птенцами *Ficedula hypoleuca* в стационарные ловушки в послегнездовой период на Куршской косе показал, что в процессе дисперсии молодые птицы расселяются преимущественно в пределах 6 км от места рождения (табл. 22, 25). Около 10% особей расселяются на расстояния от 6 до 13 км. Сходные данные по послегнездовой дисперсии молодых мухоловок получены и в других частях ареала — в Карелии [6] и Голландии [180]. В Голландии до 45-суточного возраста молодые мухоловки держатся преимущественно в пределах 10 км от места вылупления. В возрасте 45—65 суток некоторые птицы еще находятся в районе рождения, но большинство перемещается на 70—200 км, но это уже, вероятно, не дисперсия, а миграция в сторону зимовки.

Молодые *Fringilla coelebs* на Куршской косе расселяются преимущественно в пределах нескольких километров, хотя часть птиц в июле встречена на расстоянии более 10 км от места вылупления (рис. 20). В августе поймано несколько особей на расстоянии 20—30 км от родного гнезда. За время кочевок некоторые молодые зяблики могут покинуть Куршскую косу и выйти на материковую часть суши [127].

У *Phylloscopus trochilus* молодые птицы в возрасте от 30 до 55 суток, когда происходит расселение, обнаруживаются на Куршской косе и в юго-восточном Приладожье преимущественно в пределах 5 км от места вылупления [136], однако часть птиц в этом возрасте была поймана на расстоянии 26 км от родного гнезда

Результаты отлова стационарными ловушками молодых *Ficedula hypoleuca* в послегнездовой период на Куршской косе

Расстояние от места рождения до места отлова, км	Число птенцов, окольцованных к северо-востоку от ловушек	Число пойманных птиц	Проценты	Число птенцов, окольцованных к юго-западу от ловушек	Число пойманных птиц	Проценты
0.0—0.50	475	132	28.9	330	54	16.3
0.51—1.00	194	42	21.6	79	10	12.7
1.01—1.50	105	17	16.2	216	23	10.6
1.51—2.00	96	23	24.0	97	6	6.2
2.01—2.50	64	15	23.4	100	7	7.0
2.51—3.00	45	7	15.6	127	7	5.5
3.01—3.50	116	17	14.7	97	6	6.2
3.51—4.00	141	11	7.8	174	5	2.9
4.01—5.00	183	18	9.8	120	2	1.7
5.01—6.00	20	1	5.0	—	—	—
6.01—7.00	128	1	0.8	—	—	—
7.01—8.00	484	3	0.6	234	2	0.8
8.01—9.00	70	0	0.0	170	2	1.2
9.01—10.00	144	0	0.0	—	—	—
10.01—11.00	108	1	0.9	—	—	—
13.01—14.00	93	3	3.2	—	—	—
15.01—16.00	6	0	0.0	—	—	—
17.01—18.00	—	—	—	34	0	0.0
18.01—19.00	—	—	—	74	0	0.0
19.01—20.00	—	—	—	143	0	0.0
20.01—30.00	46	0	0.0	—	—	—
0.0—30.00	2518	291	11.6	1995	124	6.2

(рис. 20, 21). Следует учитывать, что эффективность обнаружения окольцованных птиц на больших расстояниях существенно снижается, поэтому доля особей, расселившихся более чем на 10 км от места вылупления, в действительности выше.

4.2.3. Направленность послегнездовой дисперсии

Важно знать не только на какие расстояния расселяются молодые птицы, но и по каким направлениям. Направленность послегнездовой дисперсии в первую очередь определяет распределение птиц при первом гнездовании относительно их места рождения.

У некоторых видов — *Ardea cinerea* [446], *Nycticorax nycticorax* [264], *Larus ridibundus* [25], *L. argentatus* [446] — молодые в послегнездовой период смещаются преимущественно в северных направлениях. Аналогичные перемещения обнаружены и у некоторых дневных хищных птиц. Так, Бролей [221] указывает, что молодые *Haliaeetus leucoryphus* из Флориды летят в послегнездовой период далеко на север. Один орлан пролетел за месяц 2575 км. Молодые *H. albicilla*, окольцованные в Польше и ГДР, были обнаружены северо-восточнее на территории СССР, одна из птиц

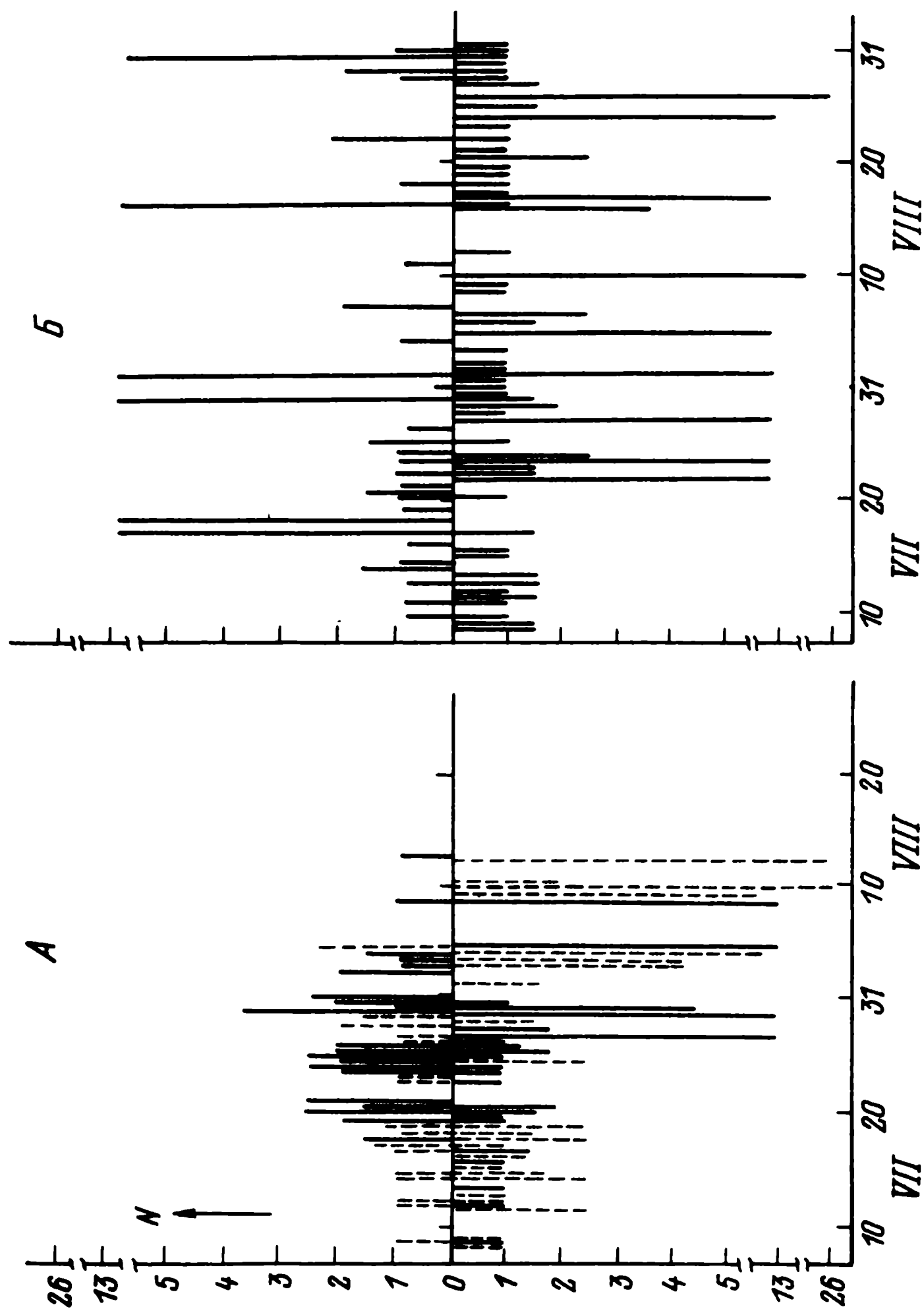


Рис. 20. Дальность и направленность послегнездовой дисперсии у молодых *Phylloscopus trochilus* (A) и *Fringilla coelebs* (B) на Куршской косе и в юго-восточном Приладожье

Каждая линия — одна особь; сплошная линия — данные для Куршской косы; прерывистая — для Приладожья [136]
На оси абсцисс — календарь; на оси ординат — расстояние от места рождения до места поймки, км

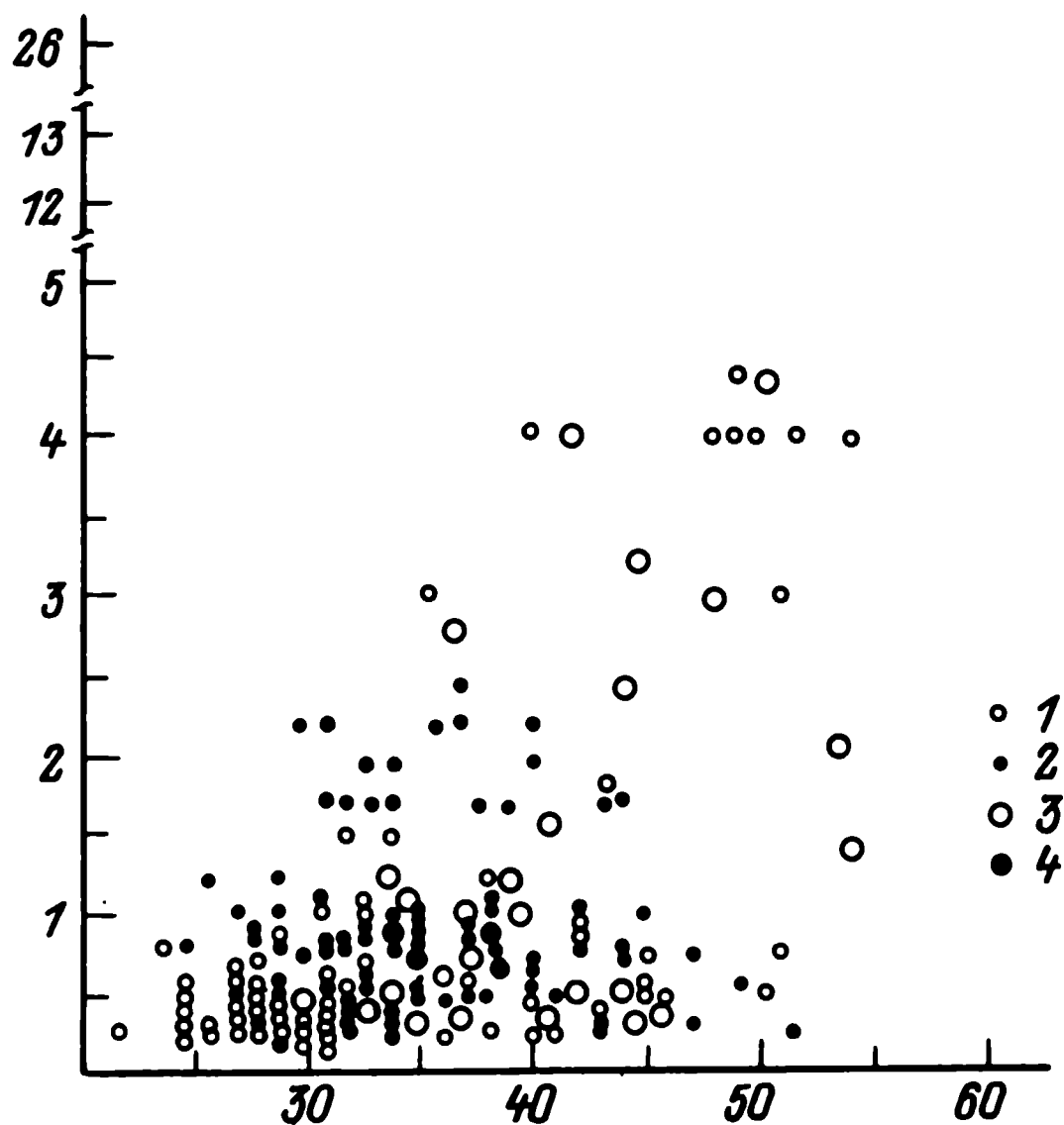


Рис. 21. Ювенильная и предгнездовая (натальная) дисперсия у *Phylloscopus trochilus* на Куршской косе и в юго-восточном Приладожье [136]:

1 — поимки молодых птиц в послегнездовой период на Куршской косе; 2 — в Приладожье; 3 — поимки птиц в последующие годы на Куршской косе; 4 — в Приладожье. Каждый кружок — одна особь. На оси абсцисс — возраст птиц, сут; на оси ординат — расстояние от места рождения до места поимки, км

пролетела почти 1300 км [63]. На рис. 19 показано распределение 174 находок в июне—августе молодых *Falco tinnunculus* относительно стран света [106].

У других видов молодые птицы в процессе дисперсии смещаются преимущественно к югу. Так, на Куршской косе молодые *Ficedula hypoleuca*, *Hippolais icterina*, *Sylvia curruca*, *S. nisoria*, *Phylloscopus trochilus* достоверно в большей степени смещаются к юго-западу, чем к северо-востоку (табл. 23). При этом у мухоловки-пеструшки в годы с поздними сроками гнездования популяции молодые птицы имеют более выраженную тенденцию к смещению на юго-запад (84% против 16%), чем в «ранние» годы (68% против 32%) [133]. Смещение молодых мухоловок-пеструшек к югу в процессе дисперсии зарегистрировано и в других районах — Карелии [6] и Приокско-Тerrasном заповеднике [75]. Доминирование южных направлений у указанных видов, вероятно, объясняется тем, что у молодых птиц очень рано (уже в июле) появляется тенденция перемещаться в направлении зимовок. Например, молодых мухоловок-пеструшек, окольцованных в нашей стране, уже в августе находят в Италии, Португалии и Марокко [75]. Кроме того, проверка молодых птиц этих видов на orienta-

**Направленность послегнездовой дисперсии у некоторых перелетных видов,
гнездящихся на Куршской косе**

Вид	Число окольцованных птенцов		Доля (%) птиц, пойманных		Соотношение долей, %		χ^2
	к Ю-З	к С-В	с Ю-З	с С-В	с Ю-З	с С-В	
<i>Hippolais icterina</i>	103	222	3.9	12.6	24:76		4.1*
<i>Ficedula hypoleuca</i>	1340	1419	8.9	19.9	30:70		65.1**
<i>Sylvia curruca</i>	275	595	7.6	17.8	30:70		14.8**
<i>Sylvia nisoria</i>	308	696	5.5	9.8	36:64		4.4*
<i>Phylloscopus trochilus</i>	336	472	30.7	37.5	45:55		3.8*
<i>Fringilla coelebs</i>	1379	2276	12.4	14.1	47:53		2.0

Примечание. Ю-З и С-В — означают территории к юго-западу и северо-востоку от ловушек, * — различия между долями достоверны при $P < 0.05$; ** — при $P < 0.001$.

цию в круглых (эмленовских) клетках Шумаковым [по: 134] показала, что юго-западная направленность у них появляется уже в середине июля.

Однако у других перелетных видов расселение молодых птиц идет в разных направлениях, как это часто наблюдается у оседлых видов (см. 4.4.1). Например, у *Fringilla coelebs* на Куршской косе молодые птицы в июле расселяются примерно в равной степени к северо-востоку и юго-западу от места рождения (см. рис. 20). Зяблик зимует главным образом во Франции и Испании, вероятно, поэтому тенденция двигаться в сторону зимовки у молодых птиц появляется позже (в августе), чем у дальних мигрантов. Правда, в южной Англии было обнаружено, что и у *Phylloscopus trochilus*, зимующей в экваториальной Африке, расселение молодых в июле идет в разных направлениях. Миграция на юго-восток начинается преимущественно в августе после окончания линьки [382].

Итак, у многих перелетных видов, от альбатросов до мелких воробьиных, молодые птицы, приобретя самостоятельность, проявляют склонность к расселению от места рождения. Расстояние, на которое они перемещаются, может существенно отличаться не только у разных видов или популяций, но и у представителей из одного района и даже у членов одного выводка. Однако какая-то часть особей у большинства видов, вероятно, всегда остается непосредственно в районе рождения до начала осенней миграции. У одних видов или популяций доля таких «оседлых» птиц больше, у других — меньше. Существенно может отличаться у разных

видов и направленность послегнездовой дисперсии молодых птиц. У дальних мигрантов перемещения молодых птиц в сторону зимовки, вероятно, начинаются рано, практически после приобретения ими самостоятельности, однако часть птиц у этих видов расселяется и в северных направлениях. Таким образом, у перелетных птиц имеет место полиморфизм как в отношении дальности, так и направленности послегнездовой дисперсии.

4.3. Предгнездовая и гнездовая дисперсия перелетных птиц

На каком расстоянии от места рождения или прежнего гнездования приступают к размножению птицы, вернувшись с зимовки? На этот вопрос частично дан ответ в первой и второй главах, здесь же мы рассмотрим те данные, которые свидетельствуют о разлете птиц из района рождения и гнездования.

Брук [222] установил, что около 25% *Puffinus puffinus*, выведшихся на о. Скокхолм (Англия), эмигрируют на другие острова, расположенные в сотне и более километров от нее. Среди них большинство составляют самки. Самцы более привержены родной колонии.

Немецкие исследователи проанализировали 1105 возвратов *Ciconia ciconia* в ФРГ [423]. Из 403 обнаруженных аистов, окольцованных птенцами, только 4% особей загнездились на расстоянии около 1 км от родного гнезда, 17% — на расстоянии 2—10 км, 24% — 11—25 км, 18% — 26—50 км, 24% — 51—100 км, 11% — 101—200 км и 3% — 201—700 км. Распределение находок относительно стран света было круговым. Среди взрослых птиц 76% вернулись на свои гнезда, 7% особей сменили гнездо в пределах 3 км от прошлогоднего. 17% особей переместились на расстояния более 10 км (максимальные расстояния — 70—85 км). Кройц [250] обработал данные по дисперсии белого аиста в ГДР. Судя по ним, аисты впервые приступают к гнездованию в пределах 520 км от места вылупления: одна треть в радиусе 5 км. Расселение молодых в этом регионе происходит в северо-западном и юго-восточном направлениях, т. е. в основных направлениях весеннего и осеннего пролетов.

Шеварева [149] проанализировала данные по смене мест гнездования и предгнездовой дисперсии у ряда уток — *Anas platyrhynchos*, *A. clypeata*, *A. penelope*, *A. querquedula*, *Aythya fuligula*. Она пришла к выводу, что на большие расстояния от места рождения и гнездования расселяется 10—30% особей. Некоторые чирки-трескунки были обнаружены на гнездовании от 500 до 2700 км от места вылупления. Например, чирки, окольцованные молодыми на о. Энгурес (Латвия), в последующие годы были добыты в период размножения в верховьях Волги и за Уралом (на побережье Иртыша).

У гусей масштабы предгнездовой и гнездовой дисперсии не столь впечатляющи, как у уток. Например, для самок *Chen caerulescens*, гнездящихся в Гудзоновом заливе (Канада), характерно гнездование в родной колонии. Обмен между колониями осуществляется главным образом самцами. Новые колонии формируются в основном в местах линьки и послегнездовых концентраций. Некоторые птицы были обнаружены гнездящимися на расстоянии от 350 до 1200 км от прошлогоднего места. По мнению Кука [245], популяция гусей Гудзонова залива со многими колониями представляет собой одну свободно скрещивающуюся популяцию, которая имеет единый генофонд.

Коулман и Минтон [243] с помощью мечения цветными кольцами изучали территориальное поведение *Cygnus olor* в Англии. Было установлено, что многие птицы, особенно самки, предпочитают гнездиться в районе рождения, однако часть особей может размножаться на расстоянии более 30 км от места вылупления. Около 50% птиц впервые образовали пару в пределах 8 км от места рождения, а 23% в пределах 1.6 км. Процент птиц, загнездившихся недалеко от места рождения, втрое выше у самок, чем у самцов во всех возрастах. Среди шипунов, уже гнездившихся, самки тоже в среднем гнездятся ближе к месту рождения, чем самцы.

У дневных хищных птиц дальность предгнездовой дисперсии может быть достаточно большой. Эстерлеф [449] проанализировал 79 возвратов *Pandion haliaetus*, окольцованных птенцами в Швеции. Анализ показал, что скопы чаще всего гнездятся на расстоянии 10—50 км (34%) и 50—90 км (16%) от места рождения, однако 22% особей загнездились на расстоянии от 100 до 1000 км, а 19% особей даже далее 1000 км от родного гнезда (некоторые из них не участвовали в размножении). От 99 птенцов *Milvus migrans*, окольцованных в Окском заповеднике (Рязанская область), было получено несколько возвратов в последующие годы от птиц, которые загнездились на расстоянии от 5 до 40 км от места вылупления [111]. Три возврата получены из Мордовии и два из Грузии. *Buteo lagopus*, родившиеся в горах южной Норвегии, были обнаружены (3 возврата) половозрелыми во время гнездования на расстоянии более 1000 км от места вылупления [65]. Кишинский [65] приходит к выводу, что эти впечатляющие случаи дальней дисперсии у зимняка свидетельствуют о том, что межпопуляционный обмен особями у этого вида — довольно обычное явление. Это связано, по его мнению, со значительными локальными колебаниями численности северных полевок, составляющих летнюю кормовую базу зимняка. В противоположность зимняку у другого близкого к нему вида (*Buteo buteo*) половозрелые особи в Восточной Европе приступают к гнездованию преимущественно в пределах 50 км от места вылупления [65]. Только несколько особей у обыкновенного канюка были обнаружены на расстоянии от 134 до 554 км от места рождения. Сравнивая дальность и направленность ювенильной и предгнездовой диспер-

сии у *Falco tinnunculus* в ГДР [106] приходишь к выводу о большом сходстве масштабов расселения птиц после вылета из гнезда и при первом их гнездовании (см. рис. 19).

У куликов дальность предгнездовой дисперсии, судя по данным кольцевания, меньше, чем у приведенных выше групп птиц, однако частично это может быть связано с тем, что сведений о находках окольцованных куликов далеко за пределами района кольцевания поступает мало из-за большей трудности их отстрела и отлова, чем, например, водоплавающих. По данным Дроста [по: 109], подавляющее большинство (80%) *Haematopus ostralegus* приступает к гнездованию непосредственно в районе рождения, 13% — в пределах 20 км, 4% — 20—50 км, 2% — на расстоянии от 50 до 100 км. Взрослые кулики-сороки практически все возвращаются в узколокальный район прежнего гнездования, только около 1% особей были обнаружены в 13 км от прошлогоднего места. О малом масштабе предгнездовой и гнездовой дисперсии у этого вида свидетельствуют и данные других исследователей [328]. Многие *Scolopax rusticola*, по данным Клаузагера [241], возвращаются непосредственно в район рождения, но часть особей расселяется на значительные расстояния: 21% особей обнаружены в пределах 1 км от места вылупления, 15% — от 2 до 5 км, 12% — 6—10 км, 27% — 11—20 км, 12% — 21—30 км и 12% — на расстоянии 31—50 км. Получено несколько дальних возвратов. Так, например, вальдшнепы, родившиеся в Англии, были обнаружены на гнездовании в Норвегии, Швеции и СССР. Автор предполагает, что дальняя миграция связана с абмиграцией, поскольку птицы в некоторых случаях образуют пару еще на зимовке или во время весенней миграции. Соиккёли [515] приводит данные по предгнездовой дисперсии у *Calidris alpina* в Финляндии. Согласно им 23% особей гнездится в пределах 0.5 км от места рождения, 7% — до 1 км, 19% — 1—2 км, 51% — 2—5 км (по 57 возвратам). Одна самка, которая загнездилась на исследуемом автором участке, родилась в 280 км севернее. Лавен [по: 515] обнаружил 3 из 68 окольцованных птенцами *Charadrius hiaticula* на гнездовании в 6 и 11 км от места вылупления. Одна взрослая особь переместилась на 23 км от прошлогоднего гнезда. У *Ch. alexandrinus* Дрост [по: 109] зарегистрировал 11 случаев дисперсии молодых птиц на расстояние до 35 км от родного гнезда. У *Vanellus vanellus* из 135 пойманных в Дании птиц 54% гнездились в пределах 10 км от места рождения, часть птиц — на расстоянии от 10 до 20 км. У чибисов отмечена абмиграция птиц в те страны, которые они посещают на пролете, а также в ФРГ и Голландию [175]. В популяции *Recurvirostra avosetta* в Суффолке (Англия) лишь 12—20% птиц возвращается для гнездования в родную колонию [230]. Большая часть шилоклювок расселяется в другие колонии. Около 4% особей приступает к гнездованию за пределами Англии.

Масштаб дисперсии у разных видов чаек и крачек заметно отличается. Например, у *Larus canus*, судя по данным Дроста

[по: 109] и Онно [98], подавляющее большинство птиц (около 90%) гнездится в районе рождения и лишь 4% — на расстоянии от 20 до 50 км, 2% — 50—100 км и 2% — 100—200 км. В противоположность сизой чайке у *L. ridibundus*, как показал Виксне [25] в Латвии и Риттер [479] в Швейцарии, расселение молодых птиц выражено в сильной степени. Популяции озерной чайки, гнездящиеся на оз. Энгурес и оз. Бабите в Латвии (расстояние между ними 60 км), постоянно обмениваются молодыми особями. Рост колоний на оз. Лиепая также происходит за счет расселения чаек с оз. Бабите (180 км) и оз. Энгурес (150 км). В колонии на оз. Энгурес были обнаружены чайки из Литвы, Эстонии и Финляндии, т. е. места их вылупления находились на расстоянии до 450 км от места гнездования. Молодые птицы из Латвии расселялись преимущественно в северном и северо-восточном направлениях вплоть до Ленинградской области и Финляндии. В Швейцарии из 33 особей, помеченных птенцами и впоследствии обнаруженных, 23 (70%) загнездились в родной колонии, остальные в других колониях в Швейцарии или за ее пределами (в ФРГ, Франции). Дальность гнездовой дисперсии у озерной чайки в Латвии незначительна: из 55 повторно пойманных на оз. Энгурес птиц 60% загнездились в той же колонии и группе, 9% — в той же колонии, но другой группе и 31% — в другой колонии, но на том же озере. Масштаб дисперсии *Sterna hirundo*, согласно Виксне [25], сходен с таковым у озерной чайки. Они часто меняют гнездовые территории переселяясь на соседние острова. *S. paradisea* более консервативна в отношении гнездовой территории, чем речная крачка. Кольцевание *Hydropogone caspia*, гнездящихся на Балтийском море в Швеции, показало, что 53% особей размножается в пределах 10 км от родной колонии, 34% — на расстоянии от 11 до 200 км [522]. В 1975 г. в районе исследования возникла новая колония чеграв, которая через год насчитывала около 100 гнездящихся пар. 18% основателей колонии составляли птицы, родившиеся в соседней колонии (в 43 км). Большинство особей происходило из более удаленных колоний (до 500 км). Масштабы дисперсии чеграв в Казахстане, по данным Семы и Гаврилова [118], еще больше. В родной колонии гнездится 26—34% особей, тогда как остальные обнаруживаются на расстоянии от 100 до 1000 км от места вылупления. По мнению авторов, казахстанские чегравы относятся к одной географической популяции, которая связана с европейскими и дальневосточными популяциями благодаря обмену особями.

Масштабы предгнездовой и гнездовой дисперсии у воробьиных птиц в целом более скромные, чем у других видов. Проиллюстрируем это рядом примеров. *Riparia riparia* имеет более широкую дисперсию, чем другие виды ласточек, из-за гнездования в береговых обрывах, которые часто подвергаются разрушению [147]. В одном из районов Англии годовалые птицы размножаются в среднем на расстоянии 6 км от места вылупления, а взрослые —

на расстоянии 3 км от прошлогоднего места [413]. На расстоянии более 100 км от родной колонии поселяется около 2% первогодков и 0.5% взрослых птиц. По мнению автора, этого уровня дисперсии достаточно для эффективного генного обмена между популяциями в Англии и на континенте. Молодые *Delichon urbica*, по данным Поливанова [109], приступают к гнездованию (в Дарвиновском заповеднике) на расстоянии: в пределах 1 км — 90%, 1—6 — 7%, 15—35 км — 3% (по 82 возвратам). Взрослые птицы гнездятся от прошлогоднего места на расстоянии: в пределах 1 км — 97%, 1—6 — 2%, 25 км — 1% (по 88 возвратам). В Дании было окольцовано 8713 *Hirundo rustica* [240]. Из 72 птиц, помеченных птенцами, 11% загнездились в месте рождения, 22% — на расстоянии до 1 км, 22% — 2 км, 24% — от 2 до 3 км, 6% — от 3 до 4 км, 3% — от 4 до 5 км, 1% — от 5 до 6 км. Около 11% особей загнездились далее 15 км от места рождения (до 60 км).

У *Sylvia atricapilla* в одном из районов Англии 11% первогодков приступает к гнездованию в пределах 5 км от места рождения, 51% — на расстоянии от 5 до 25 км, 38% — свыше 25 км [381]. 33% взрослых черноголовков загнездились на расстоянии до 5 км от прошлогоднего гнезда, от 5 до 25 км — 49%, свыше 25 км — 18%. У *Sturnus vulgaris*, по данным Поливанова [109], 66% птиц возвращается для гнездования непосредственно в район рождения и его окрестности, 23% — в пределы 6 км, 11% — 15—35 км (по 80 возвратам). По данным Шенка [по: 109] в пределах 10 км от места рождения приступает к гнездованию 94% скворцов, 10—50 км — 2%, 50—100 км — 2%, свыше 100 км — 1%. В Швейцарии 78% однолетних скворцов в апреле—мае встречались в радиусе 5 км от места рождения, при этом часть птиц не гнездилась. 72% встреч взрослых птиц зарегистрировано в окрестностях места рождения, а 24% — в радиусе до 50 км (по 1284 возвратам) [527]. Интересно, что в Северной Америке, куда скворец был завезен в прошлом веке, средняя дальность предгнездовой дисперсии составляет 80 км, в то время как у аборигенных видов — *Molothrus ater*, *Agelaius phoeniceus* — 35 км [263].

Наиболее подробно предгнездовая и гнездовая дисперсия изучена у *Ficedula hypoleuca*. Имеется редкая возможность сравнить масштаб дисперсии у одного и того же вида в разных частях его ареала. Сравнивая дальность предгнездовой дисперсии у мухоловки-пеструшки в восьми районах Европы (от Карелии до Западной Германии) мы пришли к выводу, что она отличается не столь существенно, как это казалось по отдельным данным (табл. 24). Имеются сведения о птицах, которые загнездились на значительном расстоянии от места рождения: 175 км [146], 205 км [191], 235 км [192], 350 км [6], 400 км [по: 6], 570 км [315] и 1500 км [по: 5]. Среди птиц, загнездившихся на большом расстоянии от места рождения, преобладают самки, которым более свойственно, чем самцам, оседать весной на новых территориях (см. 1.5). Берндт и Кройц [191] сообщают об одной самке, которая была обнаруже-

Предгнездовая (натальная) дисперсия *Ficedula hypoleuca* в разных регионах*

Район исследования	Число поимок птиц	Расстояние между местом рождения и местом гнездования, км						Источник
		0—1	1—10	10—20	20—40	40—100	> 100	
Карелия	43	41.9	46.5	11.6	—	—	—	[6]
Эстония	1239	26.6	46.1	14.4	9.4	2.8	0.7	[386]
Латвия	87	50.6	42.5	2.3	1.2	—	3.4	[146]
Приокско-Террасный заповедник	73	37.0	63.0	—	—	—	—	[75]
Куршская коса	258	23.0	68.4	7.0	1.6	—	—	
ГДР (р-н Дрездена)	94	67.0	27.6	3.2	1.1	1.1	—	[по: 75]
ФРГ (Гельголанд)	88	71.6	22.7	4.5	1.2	—	—	[по: 75]
ФРГ (северо-восток)	930	50.0	37.5	6.0	4.5	2.0	—	[195]
Все районы	2812	46.0	44.0	6.5	2.0	1.0	0.5	

* — доля птиц (% от числа обнаруженных птиц), загнездившихся на определенном расстоянии от места рождения.

на на следующий год после кольцевания в период гнездования в 205 км к северо-западу от места рождения, на второй год она гнездилась в 180 км к северо-западу от родного гнезда, а на третий год ее поймали на гнезде в 280 км к юго-востоку от места вылупления. Она успешно вывела птенцов во всех трех районах. Авторы приходят к выводу, что даже если такие перемещения редки, генетический эффект дисперсии велик.

На Куршской косе большинство (около 70%) мухоловок-пеструшек приступает к гнездованию юго-западнее места рождения. В первую очередь это связано с тем, что молодые птицы в процессе послегнездовой дисперсии, когда происходит запечатление территории будущего гнездования, преимущественно смещаются к юго-западу (см. табл. 22, рис. 15). Кроме того, если птицы весной при возвращении не долетают до своих мест, они приступают к гнездованию тоже юго-западнее места рождения [134]. «Перелеты» птицами места рождения возможны либо в случае, когда запечатление территории будущего гнездования произошло северо-восточнее района рождения, либо тогда, когда птица, вернувшись на свою территорию, не может по каким-либо причинам на ней загнездиться и вынуждена искать новую территорию. В этом случае она, скорее всего, будет двигаться к северо-востоку, т. е. в стандартном миграционном направлении. В естественных условиях, где мухоловки-пеструшки нередко сталкиваются с нехваткой подходящих для гнездования дупел, перелет птицами своих мест должен компенсировать преимущественное смещение их к юго-западу, вызванное ранней ювенильной дисперсией их в направлении осенней миграции с последующим запечатлением территории будущего гнездования юго-западнее места

рождения. В целом расселение мухоловки-пеструшки, вероятно, идет преимущественно в направлении осенней и весенней миграций.

Дальность гнездовой дисперсии у мухоловки-пеструшки значительно меньше, чем предгнездовой (табл. 25, рис. 22). В пределах 1 км от прошлогоднего места гнездится: в Эстонии 94% самцов и 61% самок, на Куршской косе — 86 и 69%, в ФРГ — 100 и 80%

Таблица 25

Ювенильная, предгнездовая (натальная) и гнездовая дисперсия у *Ficedula hypoleuca* на Куршской косе

Расстояние между местом мечения и последующего отлова птиц, км	Ювенильная дисперсия		Предгнездовая дисперсия				Гнездовая дисперсия			
	самцы	самки	самцы		самки		самцы		самки	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
0*	—	—	3	2.2	1	0.8	11	7.1	7	6.7
0.01—0.1	32	10.5	5	5.8	2	2.5	23	21.9	20	26.0
0.11—0.2	37	22.6	5	9.5	2	4.1	28	40.0	11	36.5
0.21—0.3	28	31.8	4	12.4	2	5.8	20	52.9	6	42.3
0.31—0.4	29	41.3	5	16.1	4	9.1	16	63.2	5	47.1
0.41—0.5	21	48.2	3	18.2	4	12.4	12	71.0	4	51.0
0.51—0.6	12	52.1	3	20.4	2	14.0	6	74.8	2	52.9
0.61—0.7	8	54.8	4	23.4	1	14.9	5	78.1	6	58.7
0.71—0.8	8	57.4	3	25.5	1	15.7	3	80.0	4	62.5
0.81—0.9	4	58.7	2	27.0	1	16.5	5	83.2	1	63.5
0.91—1.0	8	61.4	1	27.7	1	17.4	1	83.9	—	63.5
1.01—1.5	24	69.2	16	39.4	5	21.5	8	89.0	5	68.3
1.51—2.0	23	76.7	11	47.4	11	30.6	5	92.3	5	73.1
2.01—2.5	14	81.3	4	50.4	6	35.6	1	92.9	3	76.0
2.51—3.0	9	84.3	13	60.0	3	38.0	3	94.8	3	78.8
3.01—3.5	17	89.8	11	67.9	8	44.6	1	95.5	3	81.7
3.51—4.0	9	92.8	10	75.2	8	51.2	3	97.4	—	81.7
4.01—4.5	6	94.8	10	82.5	5	55.4	2	98.7	2	83.7
4.51—5.0	3	95.7	1	83.2	8	62.0	—	98.7	—	83.7
5.01—5.5	1	96.0	3	85.4	5	66.1	—	98.7	2	85.6
5.51—6.0	—	96.0	3	87.6	2	67.8	1	99.4	1	86.5
6.01—6.5	1	96.4	2	89.1	4	71.1	—	99.4	1	87.5
6.51—7.0	—	96.4	5	92.7	5	75.2	—	99.4	—	87.5
7.01—7.5	3	97.4	3	94.9	4	78.5	1	100.0	4	91.3
7.51—8.0	2	98.0	1	95.6	2	80.2	—	—	—	91.3
8.01—8.5	1	98.4	—	95.6	2	81.8	—	—	2	93.3
8.51—9.0	1	98.7	—	95.6	2	83.5	—	—	1	94.2
9.01—9.5	—	98.7	1	96.4	2	85.1	—	—	—	94.2
9.51—10.0	—	98.7	—	96.4	1	86.0	—	—	3	97.1
10.1—12.5	1	99.0	1	97.1	6	90.9	—	—	—	97.1
12.6—15.0	3	100.0	2	98.5	5	95.0	—	—	2	99.0
15.1—17.5	—	—	—	98.5	2	96.7	—	—	—	99.0
17.6—20.0	—	—	1	99.3	1	97.5	—	—	—	99.0
20.1—22.5	—	—	—	99.3	2	99.2	—	—	—	99.0
22.6—25.0	—	—	—	99.3	1	100.0	—	—	1	100.0
25.1—27.5	—	—	1	100.0	—	—	—	—	—	—
0—27.5	305	100.0	137	100.0	121	100.0	155	100.0	104	100.0

Примечание. Проценты обозначают кумулятивную долю птиц, пойманных на определенном расстоянии от места рождения или прежнего гнездования. * — гнездование птиц в той же дуплянке.

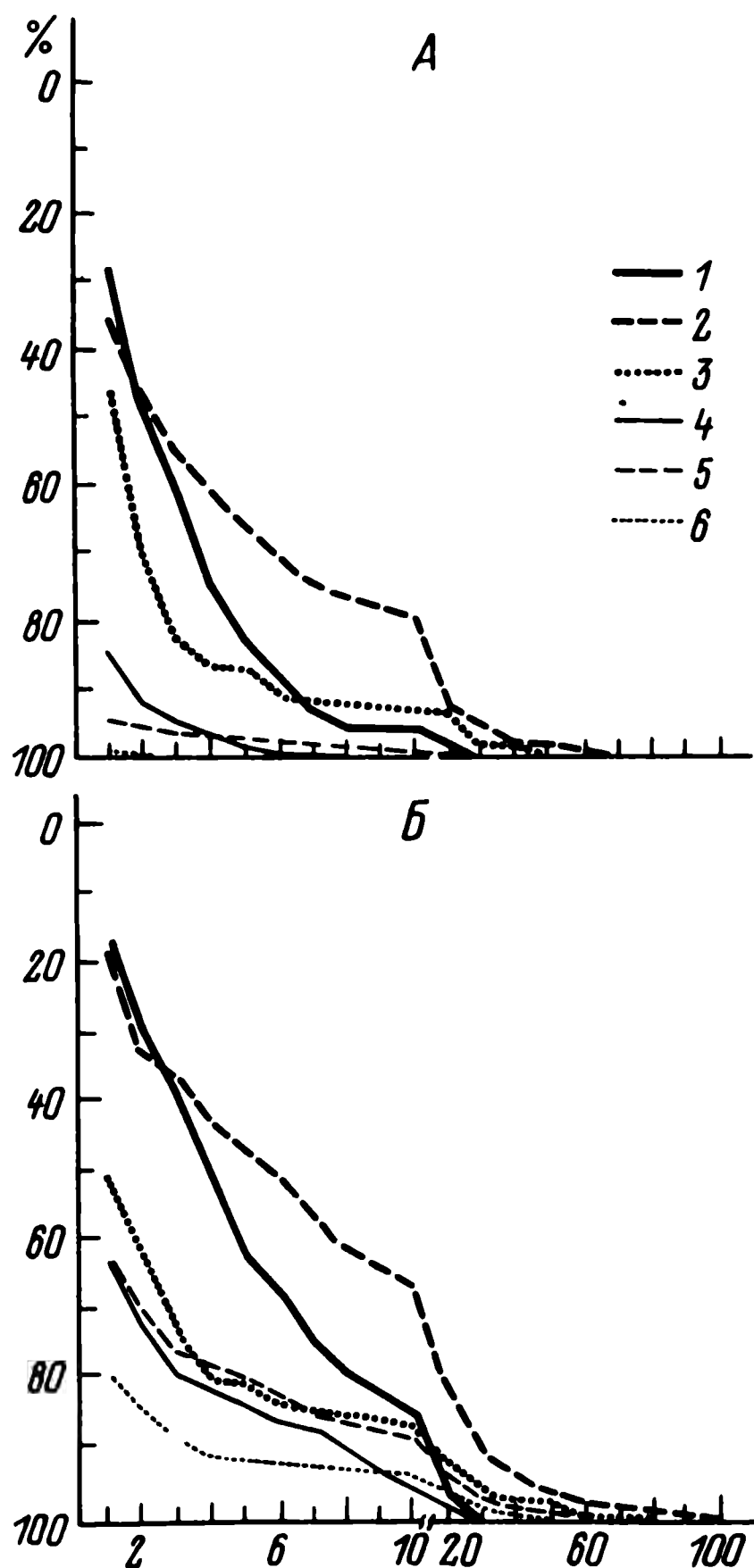


Рис. 22. Дальность предгнездовой (натальной) и гнездовой дисперсии у самцов (А) и самок (Б) *Ficedula hypoleuca* в разных районах Европы [134]: 1, 4 — данные для Куршской косы (самцы $n=137$, $n=155$, самки — 121, 104), 2, 5 — данные для Эстонии (самцы — 599, 1482, самки — 640, 1511) 3, 6 — данные для ФРГ (самцы — 101, 130; самки — 829, 1339)

На оси абсцисс — расстояние от места рождения или гнездования до места поймки на следующий год, км; на оси ординат — кумулятивный процент поймок птиц

[195, 386]. На расстоянии 1—10 км — соответственно 5 и 27%, 14 и 28%, 0 и 14%; на расстоянии 10—20 км — 0.5 и 5%, 0 и 1%, 0 и 1.5%; на расстоянии 20—40 км — 0.5 и 5%, 0 и 1%, 0 и 1.5%; на расстоянии более 40 км — около 1% самок в Эстонии и ФРГ. Всего 0.1% самок перемещается более чем на 100 км от места прежнего гнездования.

В целом дальность дисперсии у мухоловки-пеструшки больше, чем у некоторых других воробьиных птиц, гнездящихся на Куршской косе (рис. 23). Вероятно, это связано со спецификой ее гнездования в дуплах. Из-за ограниченности естественных дупел в

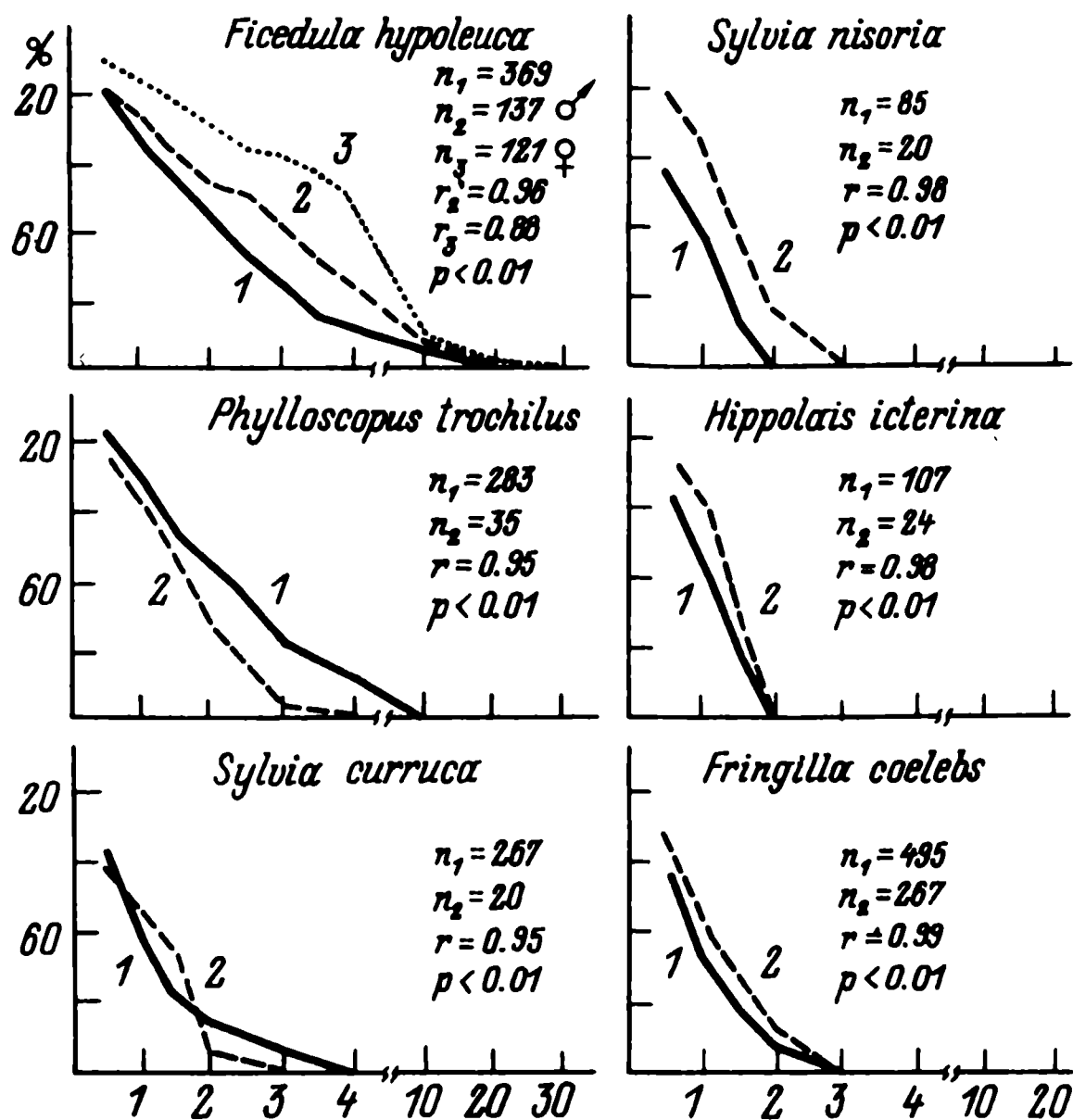


Рис. 23. Дальность ювенильной и предгнездовой (натальной) дисперсии у некоторых воробьиных птиц на Куршской косе:

n_1 — число помок молодых птиц в послегнездовой период (1), n_2 — число помок птиц в последующие годы (2). На оси абсцисс — расстояние от места рождения до места помки, км на оси ординат — кумулятивный процент помок птиц

местах гнездования мухоловки-пеструшки отбор в процессе эволюции, вероятно, препятствовал возвращению большинства выживших птиц в локальный район рождения и, наоборот, способствовал расселению первогодков на значительной территории, но, видимо, все же преимущественно в пределах своей популяции. Мы предполагаем, что у мухоловки-пеструшки, как и у большинства других перелетных и неперелетных видов птиц, существуют достаточно выраженные популяции, которые поддерживаются за счет собственных потомков, только в отличие от популяций других видов популяции у мухоловки-пеструшки, вероятно, являются более открытыми.

Данные по предгнездовой и ювенильной дисперсии у других воробьиных птиц, гнездящихся на Куршской косе, приведены на рис. 23. Эти данные отражают только ближнюю дисперсию у исследованных видов. Сведений о дальней дисперсии у этих видов мы не имеем.

Можно предположить, что те виды, которые имеют в нашем районе исследования низкий уровень филопатрии (см. табл. 4), имеют более выраженную как ювенильную, так и предгнездовую дисперсию, нежели виды с высокой степенью филопатрии. Тот

факт, что у одних видов дисперсия выражена сильнее, чем у других, вероятно, имеет определенный биологический смысл. Для одних видов возвращение большинства выживших птиц для гнездования в локальный район рождения, видимо, не приводит к отрицательным последствиям (например, к усилению конкуренции за места гнездования между близкородственными особями, перенаселению локальных мест обитания, издержкам инбридинга и т. п.), в то время как у других это ведет к нежелательным последствиям. Необходимый для вида или даже популяции уровень филопатрии естественный отбор поддерживает в первую очередь за счет уровня дисперсии птиц из района рождения в послегнездовой период. Масштаб ювенильной дисперсии у перелетных видов в значительной мере определяет масштаб предгнездовой дисперсии у этих видов.

4.4. Ювенильная и предгнездовая дисперсия у оседлых птиц

У многих оседлых видов молодые птицы после приобретения самостоятельности, как правило, совершают дисперсию в новые районы, которые становятся для них местом будущего гнездования. Таким образом, у оседлых видов, как и у перелетных, масштаб ювенильной дисперсии в значительной мере определяет масштаб предгнездовой дисперсии птиц. Только перелетные виды имеют, если использовать терминологию, предложенную Берндтом и Штернбергом [194], «непрямую» предгнездовую дисперсию, т. е. через зимовку, а оседлые виды имеют «прямую» дисперсию из района рождения в район будущего гнездования (рис. 24). Прав-

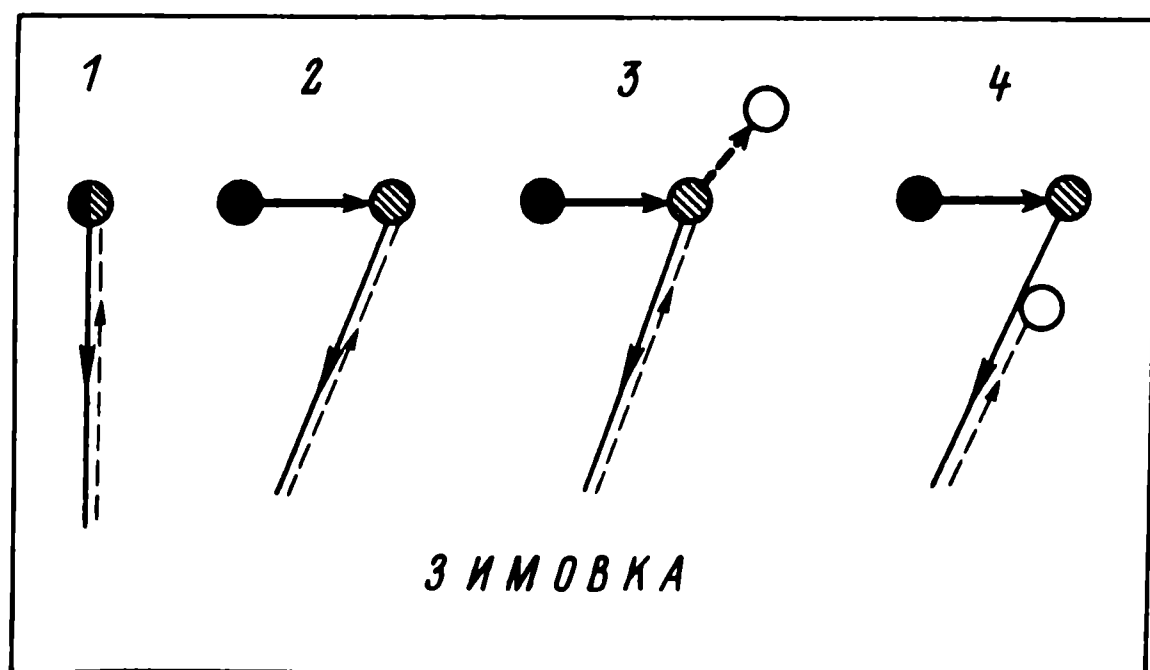


Рис. 24. Схема основных вариантов предгнездовой (натальной) дисперсии у перелетных птиц:

1 — возвращение птиц для гнездования в локальный район рождения; 2 — в район ювенильной дисперсии, запечатленный в послегнездовой период; 3 — вынужденное выселение (спейсинг) птиц весной из запечатленного района, 4 — недолет птиц до запечатленного района. Темный кружок — район рождения птицы; заштрихованный — район, который птица запечатлела как место будущего гнездования в послегнездовой период; светлый — район, в котором птица осела для первого гнездования

да, у некоторых оседлых видов, обитающих в северном полушарии, помимо дисперсии в послегнездовой период, наблюдаются осенние перемещения наподобие миграции, в результате чего они могут оседать на зимовку достаточно далеко от того места, куда они расселились в процессе ювенильной дисперсии. Для таких видов, если они весной возвращаются в район, с которым установили связь в послегнездовой период, предгнездовая дисперсия будет «непрямой», как и у перелетных видов.

Ньютон с коллегами [436] на протяжении многих лет исследовал дисперсию молодых *Accipiter nisus* в оседлой популяции в Англии. Было установлено, что у самцов дистанция послегнездовой дисперсии (медианное расстояние составляет 14 км, максимальное — 185 км) достоверно меньше, чем у самок (соответственно 27 и 265 км). Рис. 25 показывает, что масштаб ювенильной

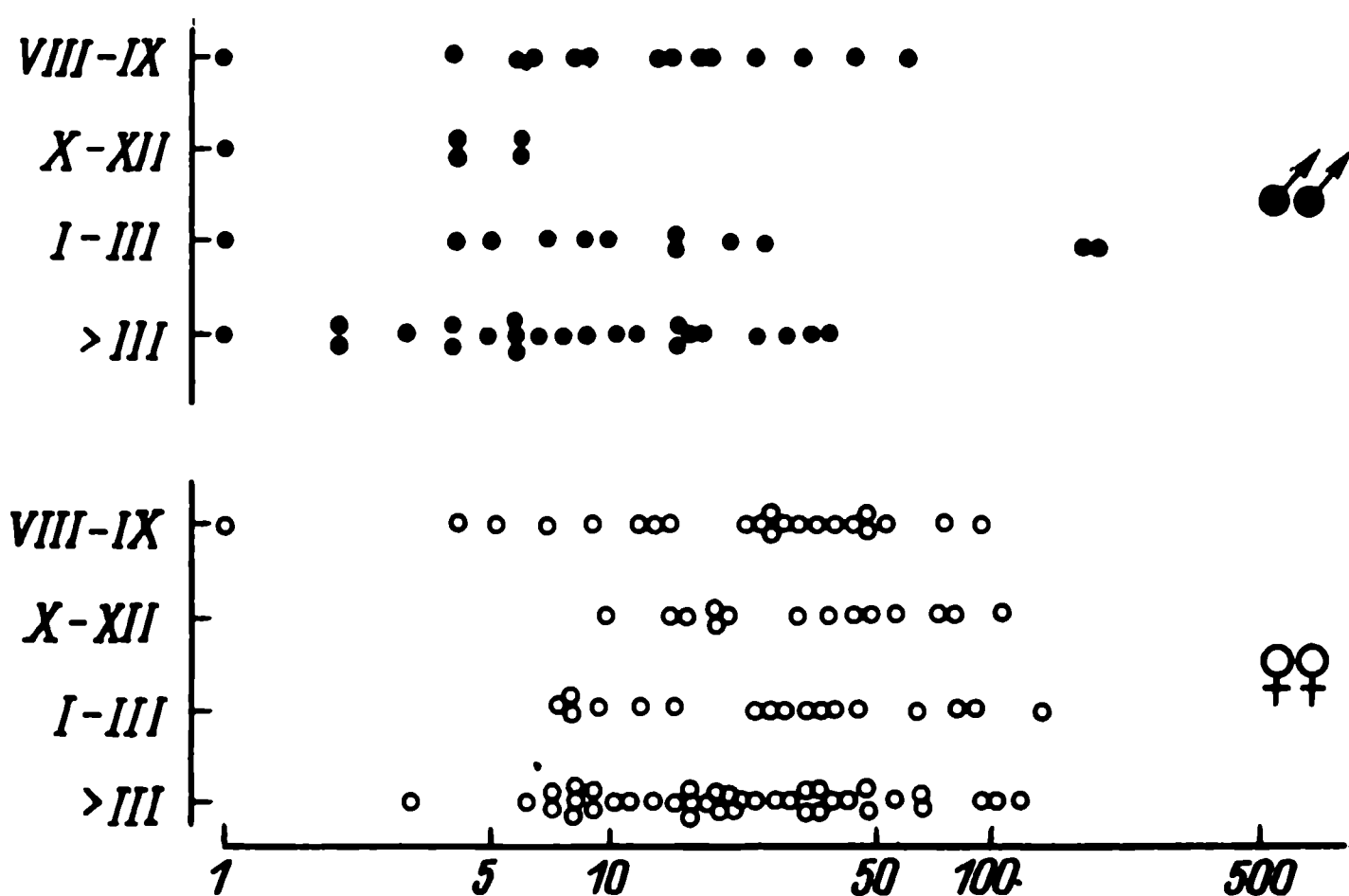


Рис. 25. Дальность ювенильной и предгнездовой (натальной) дисперсии у самцов и самок *Accipiter nisus* в оседлой популяции в Англии [436]: Каждый кружок — находка одной особи. На оси абсцисс — расстояние от места рождения до места поймки, км

и предгнездовой дисперсий практически совпадает, т. е. птицы приступают к первому гнездованию в тех местах, куда они попали в процессе ювенильной дисперсии. Расселение молодых птиц идет во всех направлениях (рис. 26). Наиболее интенсивные перемещения птиц наблюдаются в августе—сентябре в течение нескольких недель (в некоторых случаях дней) после оставления родительской территории. Взрослые птицы, кроме отдельных особей, не совершают дальних перемещений.

Результаты кольцевания *A. gentilis* в оседлой популяции в Швейцарии показали, что меченые птенцами особи расселились в радиусе 20 км от места рождения в 55% случаев, на расстояния

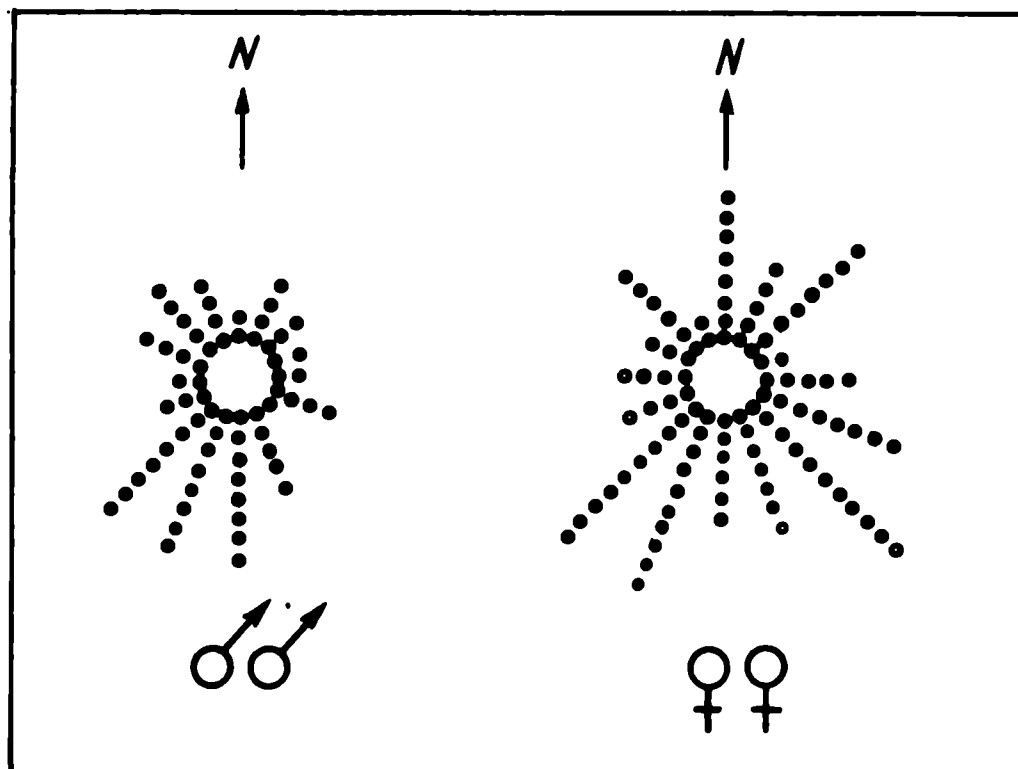


Рис. 26. Направленность дисперсии у самцов и самок *Accipiter nisus* в оседлой популяции в Англии [436].
Каждый кружок — одна особь (темный — птица поймана в пределах 100 км от места рождения, светлый — за пределами 100 км)

от 20 до 30 км — 9%, 30—50 км — 18% [226]. Дальность же гнездовой дисперсии у взрослых птиц составляет в среднем 0.8 км у самцов и 1.5 км у самок.

В популяции *Aegolius funereus*, гнездящейся в горном районе Гарца (ФРГ), из 117 слетков только одна самка загнездилась впоследствии на расстоянии 2.5 км. Остальные птицы были обнаружены на относительно большом (60—125 км) расстоянии от места рождения. Эти данные, по мнению Цанга [582], свидетельствуют о повышенной дисперсии мохноногих сычей из горных районов на равнину, где они находят более оптимальные условия для жизни. Молодые *Athene noctua* в Швабском Альбе (ФРГ), по данным Ульриха [543], разлетались за первые полгода в радиусе 200 км. Самки расселялись дальше, чем самцы. Выбрав место для гнездования, домовые сычи использовали его по многу лет подряд, но некоторые особи переселялись в дальнейшем за несколько километров или даже десятки километров от первоначального места. По данным других исследователей 55% домовых сычей (в ФРГ и Нидерландах) впервые приступают к размножению не далее 10 км от места рождения, 9% — более чем в 100 км. Большинство (74%) взрослых гнездится в пределах 10 км от прошлогоднего места размножения [276].

В Швейцарии изучали дисперсию у *Tyto alba*. Было окольцовано 1254 птенца [298]. Анализ возвратов показал, что в годы повышенной эмиграции молодые сипухи через 3—4 месяца после вылупления обнаруживаются на расстоянии нескольких сотен километров от родного гнезда. Дисперсия начинается в сентябре и продолжается до середины ноября. Молодые, вылупившиеся раньше, дисперсируют в среднем дальше, чем поздно родившиеся. Некоторые особи эмигрировали более чем на 1000 км (до 1600 км).

Направленность дисперсии случайна, считают авторы. Из-за Альп северо-восточное направление открыто больше, чем юго-западное. При дисперсии сипухи избегают высоких горных районов, оказывая предпочтение открытым пахотным землям. Нет сведений, что весной сипухи возвращаются в район рождения из мест, куда они попали в процессе дисперсии.

Для куриных птиц, подавляющее большинство которых ведут строго оседлый образ жизни, также характерно расселение молодых в первые месяцы жизни. Дисперсию молодых *Tympanichus pallidicinctus* изучали в Техасе (США) [533]. Птиц отлавливали пушечными сетями, одевали портативные передатчики и следили за ними на протяжении всей осени и зимы. Одна особь за 5 суток в декабре переместилась на 12 км, три других — всего на расстояние 2.5 км, 3.0 км и 4.2 км. Взрослые птицы всю осень и зиму держались в пределах 3 км. В Канзасе передатчиками были помечены 24 *T. pallidicinctus* [219]. Слежение продолжалось на протяжении 119 суток. 19 особей переместились на расстояние 1.6 км, 2 особи — на 4.8 км. Случаи гибели молодых приходились на дни повышенной двигательной активности. В провинции Альберта (Канада) молодые *Canachites canadensis* были помечены цветными кольцами [362]. Из 38 самцов 25 (66%) к зиме переместились на расстояние до 2 км (в среднем 720 м) от границ участков летнего обитания. Остальные 13 самцов переместились за пределы района наблюдений. Расчеты показали, что вариации в дальности расселения у молодых самцов из одного выводка достоверно меньше, чем у самцов из разных выводков. Радиопрослеживание Лансом [380] одного выводка *Dendragapus obscurus* показало, что с 1 по 6 сентября выводок прошел пешком 2.5 км строго в одном направлении, не пытаясь обходить препятствия. Движение происходило днем, облачность на направленность движения птиц не влияла. По окончании перемещения выводок в течение 6 суток держался вместе, потом распался. Годфрей и Маршалл [299] исследовали распадение выводков и расселение молодых *Bonasa umbellus* с помощью радиопередатчиков. Оба помеченных выводка распались 7 сентября, но птицы оставались на прежних местах еще неделю. Расселение молодых происходило в два этапа: один начинался 24 сентября, другой — 7 октября, в обоих случаях в связи с прохождением холодного фронта. Несмотря на отсутствие связи между особями расселение началось синхронно. Беспорядочные до этого момента перемещения стали ориентироваться в одном каком-то направлении. При расселении большую часть пути птицы шли пешком. В среднем особь за сутки перемещалась на 874 м (максимум на 1740 м). За 2—4 дня особи переместились на 1.5—8 км, после этого перемещения вновь стали беспорядочными. Расселение *Canachites canadensis*, по данным Шредера [498], включает осеннюю и весеннюю фазы. Было проведено наблюдение за 41 самкой и 88 самцами, помеченными радиопередатчиками или цветными кольцами. Осенью молодые птицы

расселялись на расстояние, по крайней мере, до 6 км. По данным радиопрослеживания самки перемещаются достоверно на большее расстояние, чем самцы, поскольку в среднем они передвигались дольше. Мечение *Tetrao urogallus* в Томской и Новосибирской областях показало, что 56% перемещается на небольшие расстояния (до 1 км), однако часть особей разлетается на несколько десятков километров [139]. Значительные перемещения взрослых птиц (максимальное расстояние для самок — 69 км, для самцов — 28 км) автор объясняет поиском кормных мест. Для изучения расселения интродуцированных *Meleagris gallopavo* были пойманы 16 птиц, которых затем выпустили в штате Айова (США). Каждая особь была снабжена передатчиком. В течение первого года индейки расселились от места выпуска на расстояние 1.9 км (самки) и 3.6 (самцы) [394].

Среди врановых птиц наиболее оседлый образ жизни ведут *Corvus corax*, *Pica pica*, *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, *Podoces panderi*. Дисперсию врановых на побережье Балтийского моря исследовали Балтвилкс [8] и Буссе [229]. Молодые сороки, по данным Балтвилкса, расселяются преимущественно (70%) в пределах 10 км от места рождения, 22% — на расстояние 11—50 км, 7% — 51—100 км (по 54 возвратам). По данным Буссе в радиусе 10 км от места вылупления оседает 97% молодых сорок и только 3% улетают на большее расстояние. В Англии, как показал Иден [268], сороки размножаются преимущественно в пределах 1 км от места рождения. В Дании среднее расстояние дисперсии у молодых сорок составляет 10 км, максимальное — 351 км [427]. Птицы на островах дисперсировали на большее расстояние, чем птицы на материке. У ворона 74% молодых птиц расселяются в радиусе 100 км от места рождения, остальные за пределы 100 км [229]. Гнездовая территория у ворона значительно больше, чем у сороки. Дисперсию кедровок изучали в Швейцарии Мэттис и Дженни [404]. Молодые птицы обычно покидают родительские территории и удаляются от них на несколько десятков километров (до 85 км). Одновременных неурожаев кедровых орехов на большой территории в Альпах, в отличие от Сибири, практически не бывает, поэтому не наблюдается массового выселения (инвазий) молодых птиц на большие расстояния, в то время как из Сибири при инвазии птицы расселяются нередко более чем на 1000 км [578]. При инвазиях подавляющее большинство кедровок, вероятно, погибает, а оставшиеся в живых весной могут возвращаться обратно, судя по некоторым находкам окольцованных птиц [292]. В некоторых случаях кедровки после инвазии оседают для гнездования в новых районах. Так, например, массовое вторжение в 1977 г. сибирских кедровок в Финляндию и Швецию привело к появлению там небольших колоний этих птиц, которые гнездились даже в некоторых городах [578].

Другая группа оседлых птиц — синицы. Среди них одни виды (*Parus cristatus*, *P. palustris*) ведут строго оседлый образ жизни,

другие (*P. ater*) совершают выраженные инвазии или осенние перемещения, напоминающие миграции (*P. montanus*). Есть среди синиц и настоящие мигранты — *P. major*, *P. caeruleus*. Анализ перемещений *P. ater*, *P. palustris*, *P. montanus* в Англии показал, что большинство молодых птиц у этих видов оседают для гнездования в пределах 5 км от места рождения [503]. Дальние возвраты чаще встречаются у московок. Три зарегистрированных случая перемещения московок через Ла-Манш свидетельствуют о возможности зимовки континентальных птиц в Англии, по крайней мере в отдельные годы. У пухляка в Англии самый дальний возврат получен с расстояния 170 км, у болотной гаички — 55 км. У всех трех исследованных видов направление дальних перемещений не отличалось от случайного. По мнению автора, перемещения у этих видов в Англии носят характер дисперсии, а не сезонной миграции. В ФРГ, по данным Берндта и Винкеля [197], 41% болотных гаичек занимали весной участки в пределах 0.5 км от родного гнезда, другие особи гнездились в пределах 3 км. Только 5 особей пойманы далее 3 км от места вылупления. Максимальная дальность дисперсии составила 9 км. Взрослые же птицы в 82% случаев размножались в пределах 200 м от прошлогоднего места. Однако на Северо-Западе СССР для пухляков, помимо летней дисперсии, характерны осенние перемещения миграционного типа. Носков [94] называет такие перемещения миграцией расселения молодняка, адаптивное значение которых состоит не в уходе птиц от неблагоприятных экологических условий, а в перераспределении их по территории в пределах одного и того же достаточно крупного географического региона. У московки при успешном размножении (до трех выводков в год) может образоваться большой резерв нетерриториальных особей низкого социального статуса, которые покидают район рождения и летят за тысячу километров и более, преимущественно в юго-западном направлении [14]. Ранее считалось, что после инвазии птицы не возвращаются обратно в гнездовые районы, поскольку практически все погибают, а единицы оставшихся в живых оседают в районе зимовки, где и гнездятся [40]. Однако сейчас появляются данные, что дожившие до весны птицы мигрируют в направлении гнездовых районов. Так, Бардин с коллегами [14] показал, что количество возвращающихся весной через Куршскую косу московок находится в прямой линейной зависимости от количества летящих осенью, что свидетельствует о том, что даже в годы сильных инвазий они летят не на верную гибель. Поздние по отношению к сезону размножения сроки весенней миграции у этих птиц, как считают авторы, связаны с тем, что они «отказались» от размножения в первый год и стремятся вернуться в район гнездования до момента, когда новое поколение начнет занимать территориальные вакансии.

Предгнездовую дисперсию у *Sitta europaea* изучали в ФРГ Маттисен и Шмидт [410]. На территории около 400 км² в 30 районах было окольцовано 1500 птенцов и получено 55 возвратов. Дистан-

ция дисперсии варьировала от 36 м до 11 км (с медианой 1 км). Не было обнаружено достоверных различий между самцами и самками в дальности расселения (медиана дистанции для самцов — 1120 м, для самок — 800 м), не установлено, что в изолированных районах дисперсия более ограничена, чем в открытых, как это наблюдалось у оседлых больших синиц в этом же регионе. Весной перемещения поползней незначительны — в среднем 88 м. Только 8 птиц переместились на 250 м и 3 — на 500 м. Взрослые птицы из года в год обычно держатся на одних и тех же участках, не покидая их без особой необходимости в любое время года.

Passer domesticus строго оседлый вид. По данным Саммерс-Смит [528], домовые воробьи, заняв территорию, размножаются на ней практически на протяжении всей жизни. Ильенко [50] не наблюдал перемещений птиц при смене мест гнездования за пределы 800 м, однако в отличие от взрослых птиц молодые в послегнездовой период достаточно активно перемещаются [536]. Благодаря этой склонности молодых к расселению домовый воробей, завезенный в 1870 г. в Южную Америку, к 1969 г. заселил Аргентину, Уругвай, Парагвай, Чили и значительную часть Бразилии [536]. В 1970 г. он появился в Центральной Америке, в Гватемале, в 1972 г. — в Сальвадоре, в 1974 г. — в Коста-Рике, в 1975 г. — в Панаме. Скорость его расселения (преимущественно линейного) составила 160—240 км в год или 9000 км². В Северной же Америке после завоза в 1850-х годах при радиальном расселении скорость экспансии была меньше — 160 км за 15 лет или 2500 км². Другой вид воробьев (*P. montanus*) тоже является оседлым, хотя молодые птицы совершают не только летние перемещения, но и выраженные осенние передвижения миграционного типа [96]. В Нижней Саксонии (ФРГ) пометили 8317 птенцов и 1174 взрослых птиц [197]. В первую зимовку большинство воробьев обнаружили в пределах 400 м от места рождения, 13% — в радиусе до 1 км. Взрослые особи зимовали преимущественно (около 80%) в пределах 100 м от гнездового места. Дальние возвраты получены только от молодых птиц, из них два получены с расстояния 80 км и 292 км. 196 воробьев из окольцованных птенцами были обнаружены на гнездовании: 12% птиц в пределах 100 м от родного гнезда, 26% — в 200—300 м, 18% — от 300 до 400 м, 18% — более 400 м, 7% — от 1 до 2 км. Расселились молодые птицы в разных направлениях. Из 92 особей, окольцованных взрослыми, 13% особей заняли прежнее гнездовье, 49% — в пределах 100 м и только 2 птицы переместились на 450 м. В Польше, по данным Пиновского [464], молодые *Passer montanus* после вылета из гнезда расселяются в радиусе 1.5 км — 81%, на расстояние 1.5—5 км — 18%, более 5 км — 1% особей. Расселение идет в разных направлениях. Летние перемещения длятся до начала августа. На Северо-Западе СССР у полевых воробьев наблюдаются еще осенние перемещения. В Прибалтике они приходятся в основном на вторую половину сентября и первую декаду октября [96]. В это время так же, как и

в период летней дисперсии, мы отмечали существенное увеличение уровня двигательной активности у молодых воробьев в специально оборудованных для регистрации прыжков клетках (рис. 27). У взрослых особей такого возрастания локомоторной активности в послегнездовой период не наблюдалось [96]. Значительная часть находок колец от молодых птиц обнаружена на расстоянии от 10 до 100 км от места кольцевания. Такие находки отмечены в разных частях ареала и могут, по мнению Носкова [96], считаться правилом для вида. Например, в Бельгии на этом расстоянии было зарегистрировано 18% особей, в Германии — 57%, в Ленинградской области — 50%, в Японии — 12%. Достаточное число возвратов получено с расстояний 100—500 км (в Бельгии 58 находок, в Японии 32). Имеются находки с очень больших расстояний — от 2500 до 3500 км. Не исключено, что часть птиц, совершающих дальние осенние перемещения, возвращается весной обратно в район рождения.

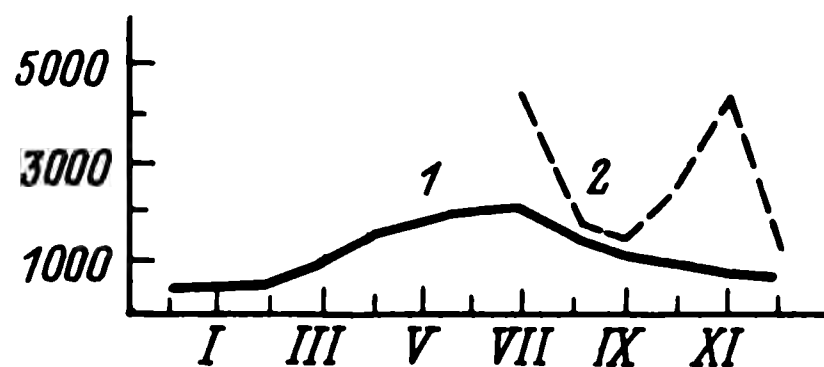


Рис. 27. Уровень локомоторной активности в клеточных условиях у взрослых (1) и молодых (2) *Passer montanus* в разные сезоны года [96]:

На оси абсцисс — календарь, на оси ординат — среднее количество прыжков в сутки

Исследуя ориентационное поведение у молодых полевых и домовых воробьев (а также у пухляка) в специальных круглых клетках с восьмью регистрирующими жердочками, расположенными по периметру клетки, мы обнаружили, что птицы способны к компасной ориентации, т. е. поддержанию выбранного направления относительно стран света, несмотря на то, что они могли увидеть из клетки только небо и солнце [126]. Каждая птица, выбрав направление, придерживалась его на протяжении дня или нескольких дней, несмотря на постоянные повороты клетки (для исключения влияния внутренних ориентиров клетки на выбор птиц направления). Птицы в круглых клетках выбирали обычно разные направления. Было выдвинуто предположение, что обнаруженная нами способность оседлых видов к компасной ориентации играет важную роль при их расселении [126]. Используя способность поддерживать выбранное направление по Солнцу, птица может переместиться на достаточно большое расстояние от места рождения. Без такой способности птице было бы трудно покинуть район рождения и расселиться на значительные расстояния.

Итак, мы привели данные, которые свидетельствуют, что дисперсия молодых птиц (как у перелетных, так и оседлых видов) выражена достаточно сильно. Расселение является важным этапом в жизни птиц, несмотря на то, что оно может увеличивать их

смертность. В новых районах птицы имеют обычно больше шансов погибнуть от голода, хищников, непогоды и т. п. Конкурентоспособность иммигрантов, как правило, ниже по сравнению с автохтонами, а вероятность остаться без гнездовой территории и партнера выше (см. 2.6). Тем не менее, многие молодые птицы покидают родину и устремляются в новые районы. Возникает вопрос — каковы же причины такого поведения?

4.5. Причины дисперсии и эмиграции птиц

Причины, по которым птицы «изменяют» родине или прежним местам обитания, условно можно разбить на три категории: «внутренние» (эндогенные) — когда птица стремится покинуть прежнее место под воздействием каких-то физиологических стимулов, «внешние» (экзогенные) — когда птица покидает место по каким-то внешним обстоятельствам, и «случайные» — когда птица по ошибке не попадает на прежнее место, осуществляя миграцию или хоминг. Рассмотрим эти причины подробнее.

4.5.1. Эндогенные причины

Расселение молодых птиц из района рождения, по мнению ряда исследователей, в первую очередь возникает в результате действия некой врожденной программы, которая определяет начало, продолжительность и окончание ювильной дисперсии [26, 31, 194, 380]. Не исключено, что эта программа в какой-то степени задает и направленность дисперсии. Доказательством существования такого эндогенного механизма дисперсии могут служить данные по радиопрослеживанию за молодыми куриными птицами во время их расселения из района рождения (см. 4.4). Согласно этим данным у молодых птиц в какой-то момент начинается активный уход (иногда пешком) из района рождения. Птицы при этом двигаются в строго определенном направлении (для каждой особи может быть свое направление) на протяжении нескольких дней, не задерживаясь надолго в одном месте. Потом в какой-то момент направленные активные перемещения прекращаются (довольно синхронно у птиц из одного выводка), и птицы переходят к оседлому образу жизни. Примечательно, что в период дисперсии молодые птицы у некоторых видов проявляют высокий уровень локомоторной активности даже в клеточных условиях (см. рис. 27). При этом они проявляют способность к компасной ориентации.

Не только у разных видов или популяций, но и у разных особей, живущих в пределах локального района, сроки и дальность послегнездовой дисперсии заметно отличаются. Одни особи не совершают дисперсии и оседают на всю жизнь в районе рождения, другие расселяются в пределах нескольких километров или десят-

ков километров от родного гнезда, тогда как некоторые дисперсируют на сотни и даже тысячу километров. Есть основания предполагать, что в популяции птиц (как оседлых, так и перелетных видов) существует полиморфизм в уровне «дисперсионной активности», который контролируется генетически. Гринвуд с коллегами [305] обнаружили, что у *Parus major* в Англии наблюдается сходство между потомством и родителями в дальности нательной дисперсии, что, по мнению этих исследователей, является доказательством наследуемости этого поведенческого признака. По данным Ньютона [436], у *Accipiter nisus* в оседлых популяциях в Англии наблюдается высокая скоррелированность дальности постегнездовой дисперсии у птиц из одного выводка: молодые из одних гнезд совершают преимущественно ближние перемещения, из других — дальние. Кроме того, дистанции дисперсии молодых от одной и той же самки в разные годы также скоррелированы. По мнению автора, это свидетельствует о наследовании этого признака у данного вида.

Флейшер с коллегами [285] с помощью генетического анализа показали, что дисперсирующие *Passer domesticus* из популяции в штате Канзас (США) характеризуются большими частотами гетерозиготности по изученным локусам. Гетерозиготность часто обуславливает высокую жизнеспособность организма, а также хорошую приспособляемость его к изменяющимся условиям среды, что важно, как отмечают авторы, для расселяющихся в новые места особей.

Если у перелетных и оседлых видов птиц имеется врожденная склонность к расселению в раннем возрасте, значит это им необходимо. Возникает вопрос для чего? Действительно, почему молодые птицы не остаются на всю жизнь в районе рождения, где они успешно выросли и есть подходящие условия для размножения, а устремляются в новые места, где их, образно говоря, никто не ждет, где нет никакой гарантии, что они найдут хорошее для жизни место и выполнят главную свою задачу — вырастят полноценное потомство? Предполагается, что основными функциями расселения молодых особей являются избегание близкородственного скрещивания (инбридинга), расширение (экспансия) ареала вида и обмен генетической информацией между популяциями (генный поток).

4.5.1.1. Избегание инбридинга

Известно, что строгий инбридинг ведет к «инбредной депрессии», проявляющейся в снижении плодовитости, аномалиях роста и нарушениях обмена, увеличению подверженности заболеваниям и т. п. В лабораторных условиях инбридинг был причиной гибели многих близкородственных линий у грызунов [151]. Ряд исследователей считает, что в природных популяциях птиц молодые особи покидают район рождения, чтобы избежать вредных

последствий инбридинга [по: 303], однако данных о негативных последствиях инбридинга у птиц крайне мало. Обычно ссылаются на работу Гринвуда с коллегами [304], где они пришли к выводу, что близкородственные пары у *Parus major* имеют более низкую успешность размножения, чем другие пары. Однако в настоящее время появилось несколько работ, которые подвергают критике концепцию о неизбежной вредности инбридинга у птиц. Так, Мур и Али [426] ссылаются на другие исследования по большой синице, в частности Ван Нордвика и Шарло [442], которые показывают отсутствие явной инбредной депрессии у близкородственных пар. Ван Нордвик и Шарло более 20 лет изучали генеалогию, состав пар и успех размножения в оседлых популяциях большой синицы в двух районах Нидерландов — на материке и о. Влиланд. Получены данные по 3642 кладкам на материке и 1706 на острове. Островная популяция ежегодно имеет около 50 пар, причем 10% размножающихся особей составляют иммигранты с материка. Число случаев инбридинга в этой островной популяции в 3 раза больше, чем теоретически ожидаемое для популяции из 100 особей, спаривание между которыми происходит случайно. Интенсивность инбридинга относительно постоянна из года в год. Вычисленная доля инбредных пар зависит от полноты родословных и составляет при разных расчетах 19—47% в островной популяции и 1—5% — на материке. Плодовитость и размер кладки инбредных особей, как показали исследования, обычно не ниже нормы. Не получено указаний на существование механизмов избегания инбридинга, поэтому данную концепцию, по мнению авторов, следует рассматривать как чисто умозрительную. Мур и Али считают, что инбридинг не несет существенного риска для индивида и его потомства даже в популяциях, существующих в условиях близкородственного скрещивания длительное время. Кроме того, в подавляющем большинстве природных популяций птиц, за исключением небольших островных популяций, величина инбридинга, вероятно, мала. Например, многолетнее исследование состава пар (около 200) у *Ficedula hypoleuca* на Куршской косе и в некоторых других районах [134, 570], где возвращаемость птиц в район рождения достаточно высока, показало, что случаи близкородственных пар крайне редки.

Исходя из этого, вряд ли правильным было бы считать, что расселение молодых особей является адаптацией, направленной на предотвращение инбридинга. В большинстве случаев, чтобы предотвратить инбридинг, молодым птицам у воробьиных видов достаточно выйти за пределы непосредственно района рождения, т. е. переместиться на 1 км. В то же время расселение молодых птиц нередко происходит на десятки, а то и сотни километров от родного гнезда.

4.5.1.2. Экспансия вида

Область распространения любого вида ограничена как бы линией, называемой границей ареала, за которой селективные факторы среды (климатические, биотопические, топографические и др.) препятствуют нормальному существованию особи и, самое главное, успешному размножению ее. Имеется множество данных, свидетельствующих о том, что ежегодно значительное число особей у разных видов нарушает границу ареала, пытаясь обосноваться в новых районах. Если это им удастся, то ареал вида постепенно расширяется. Орнитологам известно, немало случаев, когда вид осуществлял удивительно быструю экспансию. Мы уже приводили пример быстрого расселения домового воробья в Северной и Южной Америке, после того как его туда завезли (см. 4.4). Саломонсен [486] описал проникновение в Гренландию в январе 1937 г. стаи *Turdus pilaris*. К 1949 г. этот дрозд стал обычной гнездящейся птицей в юго-западной части Гренландии. Майр [79] приводит пример с одним из видов р. *Zosterops*, который в 1850 г. преодолел 2000-километровый разрыв между Тасманией и Новой Зеландией, где стал обычным видом. В последующие десятилетия этот вид белоглазки успешно колонизировал все отдаленные острова новозеландских морей. В то же время другой вид белоглазки с Соломоновых островов до сих пор не преодолел преграды шириной лишь несколько километров до других островов, хотя обладает такими же способностями к полету.

Мюллер [430] проанализировал данные по расселению с востока *Carpodacus erythrinus*. Он пришел к выводу, что особенно быстрым расселение было после 1930 г. С 1950 г. ареал чечевицы охватил весь восток Финляндии, юго-восток Швеции, восток Норвегии, северо-восток ГДР и ФРГ. В Дании, Голландии, Бельгии и Англии чечевица все чаще встречается летом и на пролете. Наблюдается экспансия в северном и северо-западном направлении 4 видов камышевок, в том числе *Acrocephalus arundinaceus* [373]. Среди причин экспансии камышевок и некоторых других воробьиных видов в северо-западные страны предполагают потепление климата и появления подходящих местообитаний для этих видов в этом районе.

Немецкие исследователи приводят данные о расселении *Remiz pendulinus* на северо-запад [284]. В 1930 г. западная граница ареала этого вида проходила через Польшу, Чехословакию, до района Вены в Австрии. К 1965 г. область регулярного гнездования расширилась на запад на 300 км. К 1985 г. она сдвинулась еще на 200 км к западу. Расселение проходило волнами. Успешность гнездования в районах расселения была низкой, численность в гнездовых популяциях поддерживалась за счет притока птиц с востока. Волнам расселения предшествовали осенние инвазии. В результате экспансии у этого вида образовались новые пути пролета и места зимовок, в частности в южных районах Франции.

В настоящее время расширение ареала зарегистрировано у целого ряда как воробьиных, так и неворобьиных видов. В принципе каждый вид, видимо, обладает врожденным стремлением к экспансии — завоеванию новых мест обитания. Роль «завоевателей» обычно отведена молодым особям, которые на определенном этапе онтогенеза активно расселяются из района рождения. В расселении участвуют не все молодые особи, а только те птицы, которые обладают повышенной дисперсионной активностью. В подавляющем большинстве случаев попытки заселить новые места, видимо, заканчиваются неудачей, так как границы ареала у большинства видов удивительно стабильны на протяжении длительного времени. Практически стабильность границы ареала вида, казалось бы, указывает Майр [79], противоречит мощному действию естественного отбора. Следовало бы ожидать, что некоторые особи смогут выжить за границей ареала и образовать локальную популяцию, которая постепенно все лучше и лучше будет приспосабливаться к новым условиям под влиянием непрерывно действующего отбора на адаптивность. Ареал вида при этом должен был расширяться за счет процесса ежегодного прироста этой локальной популяции. Тем не менее, этого у большинства видов не происходит. Почему? По мнению Майра, разгадка, вероятно, заключается в том, что этот процесс адаптации к местным условиям под действием отбора ежегодно нарушается притоком иммигрантов, которые несут новые гены и их комбинации из внутренних областей видового ареала. Это должно препятствовать отбору стабилизированных генных комплексов, приспособленных к условиям пограничной области. Пограничные популяции, вероятно, едва способны поддерживать свою численность. Новые колонисты, выходящие за границу ареала, происходят скорее всего из внутренних районов, где условия допускают возникновения избытка особей. Чтобы избежать «размывающего» действия новых генов, которые приносят иммигранты, необходима, по мнению Уоллеса [по: 79], некоторая степень географической изоляции. В тех случаях, когда изоляция неполная, необходимы некоторые хромосомные механизмы, защищающие адаптированные генные комплексы пограничных популяций.

Интересные мысли относительно значения экспансии для существования вида у различных организмов высказал Горшков [34] в работе, посвященной пределам устойчивости биосферы и окружающей среды. Исходя из того, что образование популяций и конкурентное взаимодействие особей внутри популяции у всех живых организмов являются генетически закрепленными свойствами, автор предполагает, что при наличии неиспользованных видов пригодных для питания свободных потоков энергии и химических веществ особи с низкой конкурентоспособностью, вытесненные из популяции, могут начать использовать эти потоки, что приведет к понижению среднего уровня конкурентоспособности и упорядоченности вида. Для предотвращения этого необходимо,

чтобы /осуществляли экспансию наиболее конкурентоспособные особи, которые могут захватить новые экологические ниши. Автор предполагает, что экспансия происходит как на заданной территории путем увеличения плотности численности конкурентоспособных особей до максимально возможного предела, так и путем расширения пространства, используемого популяцией. Эволюционные изменения, связанные с ростом конкурентоспособности, также закрепляются путем экспансии. По мнению автора, в период экспансии конкурентное взаимодействие оказывается ослабленным или полностью исключенным, поэтому для сохранения достигнутого уровня конкурентоспособности время протекания экспансии должно быть много меньше времени утраты приобретенного преимущества. Автор считает, что экспансия есть наиболее общее свойство жизни, наблюдаемое у всех видов, включая освоение новых территорий вплоть до выхода в космос у человека. Продолжая идеи Горшкова, можно предположить, что обмен особями между популяциями в первую очередь осуществляется с помощью наиболее конкурентоспособных особей, которые могут заменить менее конкурентоспособных особей в популяции и тем самым повысить средний уровень конкурентоспособности и упорядоченности всего вида.

4.5.1.3. Обмен генетической информацией

В природных популяциях, за исключением наиболее изолированных (например, островных), главным источником наследственной изменчивости служит иммиграция особей из других популяций, каждая из которых обладает разным генофондом [72, 79]. В результате притока генов происходит не только поступление новой генетической информации, но и восстановление старых генетических комплексов, которые могли быть временно утрачены вследствие, например, резкого падения численности [79]. Уменьшение обмена генами истощает запас генетической изменчивости популяции. Высокий и устойчивый приток генов, вызываемый обменом особями, подчеркивал Майр [79], служит главным фактором, определяющим генетическую интегрированность между популяциями. Райт [575], исследуя влияние генных потоков между популяциями на их генетическую структуру, пришел к выводу, что темп эволюции популяции ускоряется, если имеет место смена периодов строгой изоляции отдельных популяций периодами выраженных миграционных потоков между ними. Поскольку межпопуляционный обмен генетической информацией важен для существования вида, естественный отбор мог способствовать появлению специального механизма, обеспечивающего активное расселение особей, преимущественно молодых. В настоящее время у исследователей нет единого мнения о том, какая степень обмена особями между популяциями достаточна для того, чтобы нивелировать генетические различия между ними. Одни исследователи,

в частности Левонтин [72], считают, что даже такой незначительной интенсивности обмена между популяциями умеренной величины, как одна особь на тысячу за поколение, достаточно, чтобы предотвратить дифференциацию этих популяций. Другие же, например Эндлер [по: 23], указывают, что в природных наземных популяциях расселение и поток генов в целом слабые, ибо большинство особей передвигается на расстояния, намного меньшие по сравнению с ареалом из популяций, хотя отдельные особи все-таки дисперсируют на далекие расстояния. Эдлер полагает, что это обыкновенно не приводит к большому потоку генов. Частота появления таких «марафонцев» невелика, а вероятность встречи партнеров для скрещивания мала. Более того, считает он, «чужим» генам, принесенным таким иммигрантом, по этологическим, экологическим и физиологическим причинам грозит затухание. Наконец, вероятность случайной элиминации даже уже попавших в генофонд популяции генов будет высокой в силу их немногочисленности. Ланд [по: 23], поддерживающий концепцию Эндлера об ограниченности потока генов, считает, что отбор, а не поток генов — основная причина фенотипической однородности, которая наблюдается у многих больших популяций.

Как велик поток генов между популяциями у тех или иных видов птиц, сейчас вряд ли кто может знать точно. Те исследователи, которые анализировали с помощью электрофореза изменчивость белков в разных популяциях у некоторых видов (см. 1.10), указывают на относительно высокие генные потоки (около 10 иммигрантов на поколение), однако эти исследователи дают очень приблизительные оценки.

4.5.2. Экзогенные причины

Какие же внешние обстоятельства могут заставить птицу покинуть район рождения в послегнездовой период или изменить месту, где она гнездилась или собиралась гнездиться? Послегнездовые кочевки молодых птиц могут быть вызваны целым рядом причин: поиском наиболее благоприятных мест для кормежки и линьки, прессингом хищников, конкуренцией со стороны других особей, воздействием плохих погодных условий и др. Смена места гнездования может быть обусловлена сходными причинами: разрушением или изменением места обитания, конкуренцией со стороны других особей, неудачным гнездованием в предыдущий год, прессингом хищников или воздействием других факторов беспокойства и др. Частично влияние этих факторов на смену мест гнездования у перелетных видов рассмотрено нами в соответствующих разделах (2.4.1 и 2.4.2).

4.5.2.1. Причины послегнездовых кочевок птиц

Послегнездовые кочевки, отмечает Михеев [87], совпадают с заметными изменениями условий питания, из-за которых выво-

док не всегда может прокормиться в пределах гнездового участка. Изменение условий питания птиц возникает под влиянием сезонных колебаний его, сокращения кормовых ресурсов к концу гнездового периода, перехода птиц на другие виды корма и т. п. Во второй половине лета и начале осени происходят значительные изменения в численности и составе насекомых, мелких беспозвоночных и позвоночных животных, которыми питаются птицы после вылета из гнезда. К этому времени одни насекомые заканчивают цикл своего развития, другие перемещаются в новые места и т. д. Птицы, питающиеся в это время семенами, плодами или другим растительным кормом, вынуждены искать места его концентрации. Например, *Fringilla coelebs*, который выкармливает птенцов насекомыми, в конце лета переходит на питание семенами диких и культурных растений [43]. Это, конечно, не может не влиять на дальность послегнездовых кочевок у этого вида. Примечательно, что на Куршской косе (в районе полевого стационара) в 60—70-х годах молодые зяблики довольно рано (преимущественно к 40-суточному возрасту) покидали район рождения и держались во время линьки за пределами контролируемой территории, возможно, даже вне косы (рис. 28), однако начиная с конца 70-х годов зяблики все чаще стали задерживаться в нашем районе на линьку. Вероятно, это связано с тем, что в последние 10 лет травяной покров в сосняках, окружающих стационар, существенно усилился: появились сложноцветные и крестоцветные, некоторые злаки и другие растения, чьими семенами питается зяблик. По данным Т. Дольник [43], у зяблика, начиная с последней декады августа, содержание насекомых снижается до 25%, а доля семян сильно возрастает. Кроме того, мощный травяной покров способствует увеличению численности пауков, которые служат важной пищей зябликам во время линьки.

Послегнездовые кочевки, связанные с поиском корма, могут быть у некоторых видов довольно дальними. Такие перемещения, преимущественно в северном направлении, зарегистрированы у некоторых видов цапель [264, 446] и дневных хищников [69, 106, 221]. Предполагается, что кормовая база для этих птиц в более северных районах значительно лучше. Многие виды чаек, крачек, куликов в поисках корма нередко в послегнездовой период появляются в таких районах, где в другие сезоны года их не встретишь [25, 438]. У некоторых видов (например *Sturnus vulgaris*) послегнездовые кочевки в поисках корма превращаются в настоящие летние миграции [18]. Многотысячные стаи скворцов, подобно полчищам саранчи, налетают на сады и виноградники, нанося при этом огромный ущерб хозяйствам [117]. Большаков и Резвый [21] в районе Финского залива и Ладожского озера выявили летнюю (в июле) ночную миграцию дроздов в северном направлении. Не исключено, что она связана с поиском богатых кормом районов. В ГДР Шонфельд [по: 298] показал, что в годы с высокой численностью обыкновенной полевки (основного корма некоторых

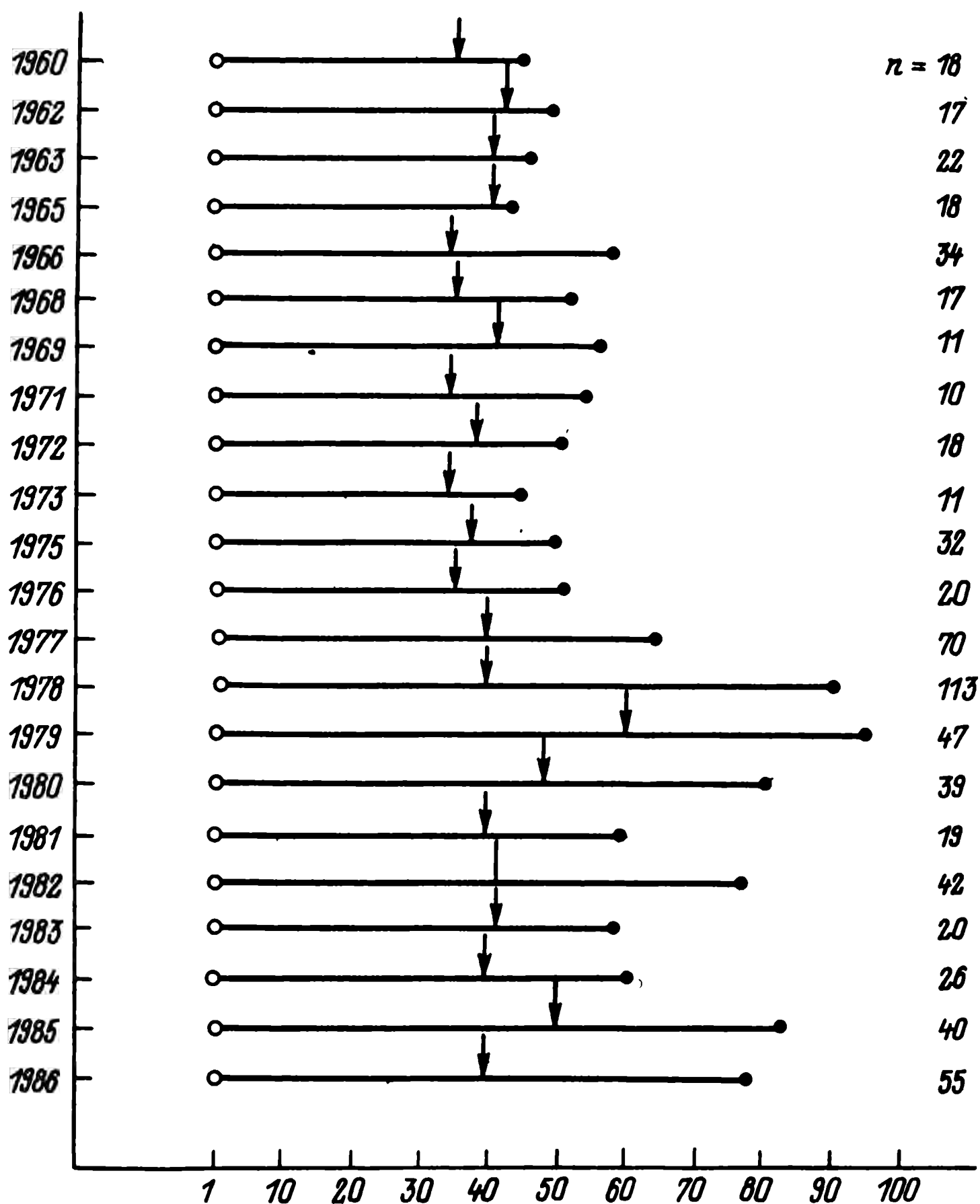


Рис. 28. Продолжительность пребывания молодых *Fringilla coelebs* в районе рождения (на территории стационара «Фрингилла») на Куршской косе в разные годы:

Начало полосы — вылупление птиц, конец полосы — возраст к которому 90% особей покинуло район рождения, стрелка указывает уход 50% особей. Цифры — число пойманных особей. На оси абсцисс — возраст птиц, сут; на оси ординат — годы исследования

хищных птиц) 64% молодых *Tyto alba* остается в пределах 15 км от места рождения. Снижение же численности грызунов ведет к резко выраженной дисперсии молодых сипух.

Уменьшение пищевых ресурсов во второй половине лета может приводить, по мнению некоторых исследователей, к усилению конкуренции между птицами, использующими сходный корм, и вытеснению менее конкурентоспособных особей за пределы района рождения. Так, Перринс [460] и Дондт [259], исследующие территориальное поведение *Parus major* в оседлой популяции в Англии и Голландии, пришли к выводу, что различия в дистанции

послегнездовой дисперсии молодых и взрослых птиц, а также молодых самцов и самок, могут быть следствием того, что субдоминантные особи (в данном случае молодые и самки) вытесняются из наиболее благоприятных мест доминантными особями. По той же причине, считают авторы, птицы, родившиеся позже, дисперсируют дальше, чем рано родившиеся. Бауэр [183] также считает, что агрессия доминантов усиливает дисперсию у субдоминантных особей у многих воробьиных птиц. Доминирование, в свою очередь, зависит от размера тела, опыта и возраста птицы, а также от времени владения ею территории. Молодые особи вытесняются в субоптимальные участки, либо откочевывают. Наименее конкурентоспособны молодые особи из поздних выводков, которые подвержены повышенной дисперсии и смертности. При высокой плотности, предполагает Бауэр, дисперсия возрастает. Предполагается, что дисперсия должна быть сильнее в однородных оптимальных местообитаниях, так как молодые обычно поселяются в субоптимальных местах. Наши исследования *Ficedula hypoleuca* на Куршской косе показали, что птицы из поздних выводков раньше покидают район рождения, чем рано вылупившиеся особи (см. рис. 6). Однако мы считаем, что это связано не с тем, что поздно родившиеся птицы как более субдоминантные вытесняются доминантными особями из ранних выводков, а с тем, что у птиц, родившихся в конце гнездового сезона, дисперсия начинается в более раннем возрасте из-за ускорения их развития [133]. По данным Ньютона [436], *Accipiter nisus*, родившиеся в горной местности (в Англии), вынуждены дисперсировать дальше, чем птицы с равнин, поскольку низинные районы наиболее богаты пищей (мелкими птицами), и их в первую очередь занимают местные птицы, а иммигранты с гор вынуждены двигаться дальше в поисках более свободных районов.

На оседлых видах, для которых характерны так называемые инвазии, в первую очередь синицах (*Parus ater*, *P. montanus*), показано, что те особи, которые не смогли по каким-либо причинам (например, из-за конкуренции) занять территорию после ювенильной дисперсии, могут совершать в поисках свободной территории осенние перемещения, нередко на большие расстояния [9, 14]. Особенно это характерно для птиц, обитающих в северных районах. Таким способом гнездовая популяция освобождается от «лишних» особей, которые могли бы привести к перенаселению, если бы остались в пределах своей популяции. До сих пор неясно, однако, почему при массовых инвазиях птицы двигаются на значительные расстояния (иногда более, чем на 1000 км) и в определенном направлении, совпадающем с направлением осенней миграции у перелетных видов. Вероятно, существует специальный механизм, который стимулирует оставшуюся без территорий особь активно двигаться в том направлении (чаще всего это южные направления), где у нее имеется больше шансов найти свободную территорию для зимовки. Существуют разные точки зрения относительно

природы инвазий у птиц. Одни исследователи трактуют выброс части особей из популяции как адаптивный механизм регуляции численности популяции [40, 577], другие, в частности Бардин и Резвый [14], предлагают рассматривать инвазии не как качественно особую форму перемещений, а как проявление особо сильной изменчивости миграционных систем видов. Предполагается, что инвазии возникают не как самостоятельное явление, а как реализация одного из крайних вариантов этой изменчивой системы. Изменчивость же проявляется в участии или неучастии особей в миграции, в количестве участников, вариациях дальности и направленности перемещений и др. Для одних видов, для которых характерен номадизм, инвазии — это норма жизни; для других, территориально консервативных видов это — побочный эффект функционирования социально-демографических систем, не адаптация, а издержки адаптации к мало предсказуемым условиям.

Интересное поведение в послегнездовой период описал Браун [223] у *Progne subis* в Техасе (США). Он обнаружил, что молодые птицы после вылета из гнезда часто подвергаются нападению со стороны взрослых птиц, которые прогоняют их из родной колонии. Сперва он предположил, что «изгнание» молодых способствует их обучению полету, но позже пришел к выводу, что это — специальная стратегия гнездящихся птиц, которая применяется ими для уменьшения конкуренции за гнездовые места на следующий год. Взрослые птицы гонят молодых прочь из своей колонии, чтобы они не образовали связь с территорией рождения. Это приводит к тому, что на следующий год они в незначительном числе возвращаются в район рождения.

Некоторые исследователи предполагают, что важной функцией послегнездовых перемещений молодых птиц у перелетных видов является их знакомство с теми районами, куда они могут вернуться на следующий год для гнездования [414]. Предполагается, что чем бóльшую по площади территорию птицы обследуют перед отлетом на зимовку, тем легче им будет найти здесь место для гнездования весной. Возможно, что для некоторых видов (в частности *Riparia riparia*, которые гнездятся в береговых обрывах) и важен поиск подходящих для гнездования мест на большой площади, но для других видов это вряд ли характерно. Проведенные нами эксперименты с завозом молодых зябликов, показали что птицам для успешного возвращения в район рождения достаточно обследовать территорию всего в 1—2 км (см. 5.7).

4.5.2.2. Спейсинг

В том случае, если птица вынуждена покинуть прежнее место обитания, обычно говорят о спейсинге, т. е. вынужденной дисперсии или эмиграции [89, 194]. Причины, вызывающие спейсинг птиц, могут быть разными: разрушение или изменение места обитания, занятость его другими особями, неудачное размножение

в этом месте, прессинг хищников или воздействие других факторов беспокойства и др. Берндт и Штернберг [194] проверяли существование спейсинга у *Ficedula hypoleuca* экспериментальным путем. Убирая часть дуплянок, когда окольцованные самки начали откладывать яйца, они обнаружили, что 37 из 105 особей через короткое время вновь загнездились, но уже в других местах на расстоянии от 1.4 до 18.3 км (в среднем 3.9 км) от первоначального места. Определенной направленности при вынужденном выселении птиц обнаружено не было. Примечательно, что некоторые взрослые самки переместились в то место, где они уже когда-то гнездились. Авторы выдвинули предположение, что в случае со старыми особями спейсинг ориентирован к знакомым им местам. Подобные факты обнаружили и латвийские орнитологи у некоторых видов уток [91]. Они установили, что преобладающее большинство самок *Aythya fuligula* при переселении возвращалось на те же самые участки острова, откуда они раньше выселились. В случае многократного переселения самки обычно обнаруживались то в одном, то в другом участке, которые могут быть отделены друг от друга на разные расстояния. На Куршской косе самки мухоловки-пеструшки после неудачной попытки гнездования обычно занимали дуплянку для повторного размножения в пределах 1 км, однако некоторые особи перемещались на расстояние до 5 км. По данным Берндта и Штернберга [193], самки мухоловки-пеструшки при повторном гнездовании занимали дуплянку преимущественно в пределах 3 км (90% из 168 пойманных особей), 4% птиц — на расстоянии 10—20 км, а одна особь переместилась даже на 46 км.

Спейсинг в первую очередь характерен для молодых особей, которые еще не имели репродуктивного опыта. Молодые птицы обычно приступают к гнездованию позже взрослых, поэтому лучшие территории, как правило, достаются более старым и опытным птицам. По наблюдениям Высоцкого [31] за брачным поведением самцов мухоловки-пеструшки на Куршской косе, взрослые самцы (в возрасте 2 лет и старше), по сравнению с первогодками, токует у большего числа дуплянок, предоставляя тем самым большую потенциальную возможность выбора места гнездования для самки. Среди неразмножающихся в нашем районе исследований самцов мухоловки-пеструшки большинство составляют первогодки. Молодые *Corvus cornix* весной временно возвращаются в район своего рождения, согласно данным Шутенко [154] в Ленинградской области и немецких исследователей в ФРГ [141], но через некоторое время покидают его, не приступая к гнездованию. Немецкие исследователи связывают это с сильной конкуренцией за гнездовую территорию со стороны взрослых птиц, в результате которой молодые птицы вынуждены расселяться по разным направлениям и на разные расстояния (до 70 км). Однако Шутенко предполагает, что в лесных биотопах уход годовалых ворон из района своего рождения весной определяется не столько агрессив-

ностью взрослых особей при занятии гнездовой территории, сколько недостаточной обеспеченностью территорий кормом в апреле — начале мая.

Другой важной причиной «измены» птиц прежним местам гнездования является их склонность к «оседанию» в новых местах при возвращении весной в свой район (см. 1.5). Особенно это характерно для самок воробьиных птиц. Это связано с тем, что самки обладают сильной реакцией на поющего самца. Хорошо токующие самцы могут «осадить» самку на значительном расстоянии от ее территории, однако есть виды (в частности многие утки) у которых самки увлекают за собой самцов. Селезни, таким образом, совершают абмиграцию в районы, которые могут находиться на расстоянии в сотни и даже тысячи километров от их прежней территории гнездования.

4.5.3. Случайные причины

Птицы могут не вернуться в свой район гнездования или зимовки и по чисто случайным причинам: из-за ошибок в ориентации и навигации во время миграции, при нарушении эндогенной программы миграционного полета, при сильных смещениях с миграционной трассы штормовыми ветрами и др. В литературе имеется немало сведений о необычных залетах птиц в районы, где их никогда ранее не отмечали. Иногда такие случайные залеты приводят к заселению птицами новых для них районов. Саломонсен [486] описал случай, когда стая *Turdus pilaris*, летевшая из Норвегии в Англию, была унесена штормовым ветром на северо-восточное побережье Гренландии. Дальше дрозды полетели на юг Гренландии, где основали оседлую гнездовую популяцию. Предполагается, что сходным образом могло происходить расширение ареала и у некоторых других перелетных видов [59]. Карри-Линдал [59] приводит пример с *Anas strepera*, которая сейчас занимает обширный гнездовой ареал в северном полушарии, однако когда-то имелся изолированный ареал на островах, расположенных у экватора в Тихом океане. Автор предполагает, что этот вид случайно залетел на одно из озер этих островов и обосновался там. Со временем здесь сформировался особый подвиd (*A. strepera couesi*), который в 1874 г. или несколько позднее был полностью истреблен.

4.6. Соотношение местных птиц и иммигрантов в гнездовых популяциях у некоторых перелетных видов

Вопрос о том, является ли исследуемая популяция генетически самостоятельной или нет, не может быть решен, если мы не знаем в этой популяции соотношения птиц местного происхождения

и иммигрантов из других популяций. В зависимости от того, преобладают ли в популяции «свои» особи или «чужие», она будет более замкнутой или более открытой. Замкнутые популяции являются изолированными, с очень ограниченным притоком новых генов из других популяций [79]. Это, как правило, островные популяции. Большинство же природных популяций у птиц являются открытыми, поскольку всегда существует приток особей, а, следовательно, и генов из других популяций (см. 4.5.1.3). Вопрос заключается только в том, насколько значительным является этот приток генетической информации. Полемику об этом смотри в разделе 1.10.

Получить информацию о том, какую долю в популяции занимают местные птицы и иммигранты, очень трудно. Это в первую очередь связано с тем, что местную птицу и иммигранта нельзя отличить по внешнему виду. У воробьиных птиц по диалекту песни их тоже трудно разделить, поскольку он не является наследственным признаком, а запечатлевается (см. 1.10). Генетический анализ тоже пока не позволяет достаточно точно разделить птиц на местных и иммигрантов. Остается метод сплошного мечения птенцов и тщательного контроля взрослых птиц на предмет колец на протяжении нескольких лет. Можно, правда, рассчитать приток иммигрантов, исходя из оценки величины филопатрии с учетом выживаемости птиц и эффективности их отлова, как это мы сделали на *Fringilla coelebs* [128], но это будут лишь косвенные расчеты.

Рассмотрим некоторые примеры, где дается, с нашей точки зрения, наиболее объективная оценка соотношения местных птиц и иммигрантов в популяции. В Восточном Средиземноморье на одном из островов (протяженностью 1 км) изучали популяции *Calonectris diomedea* (500 пар) и *Falco eleonora* (280 пар). За период исследования было окольцовано 560 птенцов и 470 взрослых альбатросов и 2500 птенцов соколов [568]. На соседнем острове, удаленном на 5 км, из 149 пойманных взрослых соколов только один был помечен на первом острове. Рассчитанная иммиграция (при смертности взрослых птиц около 13%) составила 1.5%. Взрослые сокола селятся преимущественно в пределах 70 м от прежнего гнезда. Популяции сокола Элеоноры отличаются по соотношению темной и светлой морф. На исследованном острове это соотношение было стабильным на протяжении 21 года. Автор предполагает, что высокая стабильность генофонда исследуемой популяции способствует сохранению приобретенных адаптаций к местным условиям, а отрицательные последствия инбридинга устраняются гибелью неполноценных молодых (только 22% молодых приступают к размножению). У альбатросов в исследуемой популяции наблюдается высокая степень филопатрии: многие приступают к гнездованию в той же колонии, где родились. Высокая степень филопатрии приводит к генетической обособленности островных популяций. *C. diomedea* в Западном Средиземноморье

заметно крупнее, чем в Центральном и Восточном Средиземноморье.

На оз. Энгурес в Латвии орнитологи на протяжении многих лет отлавливают и кольцуют взрослых уток и утят: ежегодно кольцуют более 80% утят *Anas clupearata* и *Aythya fuligula* [92]. В результате массового кольцевания утят и по мере вымирания старых птиц неизвестного происхождения на оз. Энгурес установился достаточно стабильный уровень численности самок местного происхождения, что дало возможность определить долю местных птиц и иммигрантов в исследуемой популяции. В результате тщательного анализа многолетних данных авторы пришли к выводу, что у широконоски местные самки составляют около 90%, а самки-иммигранты — 10% (рис. 29). Среди местных самок молодые особи (годовалые и двухлетние) занимали около 50%. У хохлатой чернети самки-иммигранты тоже составляют около 10% среди гнездящихся птиц (см. рис. 29), однако доля молодых птиц

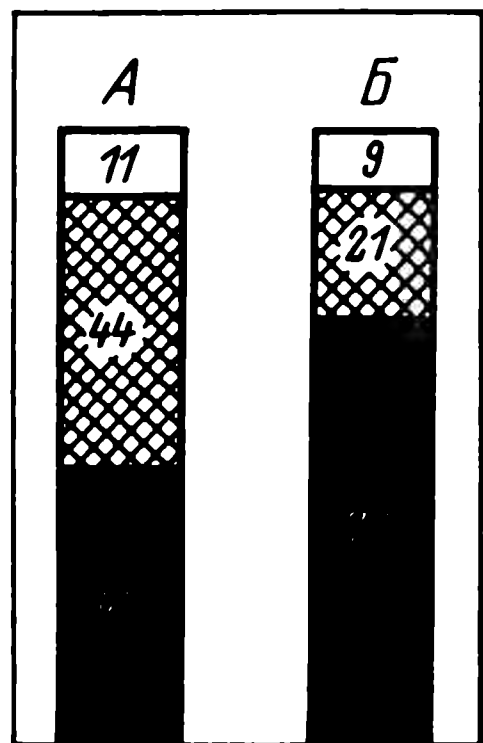


Рис. 29. Состав популяций гнездящихся самок *Anas clupearata* (А) и *Aythya fuligula* (Б) на оз. Энгурес в Латвии [92]:

Темная часть столбика — местные старые особи, гнездившиеся в предыдущие годы; заштрихованная часть — местные, впервые гнездящиеся (годовалые и двухлетние); светлая часть — иммигранты, впервые гнездящиеся. Цифры — доля (%) особей

составляла только 20%. Эти данные характеризуют среднее соотношение местных птиц и иммигрантов в исследуемых популяциях. В разные годы это соотношение значительно колеблется в зависимости от уровня смертности уток различного возраста, плотности гнездовой популяции и погодных условий в местах зимовки.

На Куршской косе в районе полевого стационара «Фрингилла» на протяжении последних 8 лет мы проводим практически сплошное кольцевание птенцов и взрослых *Ficedula hypoleuca* в гнездовой сезон. Эффективность отлова окольцованных птиц в дуплянках (в радиусе 5 км от центра стационара) и естественных дуплах достигает 95%. За время исследования было поймано 946 гнездящихся самцов и самок (табл. 26). Из них 235 (25%) птиц были местные, родившиеся в районе исследования, а 711 (75%) птиц — неизвестного происхождения. Примечательно, что после удачного в отношении гнездования «раннего» года (1986) доля местных

Соотношение местных птиц и иммигрантов
в популяции *Ficedula hypoleuca* в Карелии и на Куршской косе

Район исследо- вания	Проис- хождение птиц	N, n, %	Годы исследования							Все годы	
			1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	самцы	самки
Карелия*		N	221	271	285	309	272	—	—	670	688
	Местные	n	11	19	21	21	24	—	—	62	34
		%	5.0	7.0	7.4	6.8	8.8	—	—	9.3	5.0
	Иммиг- ранты	n	210	252	264	288	248	—	—	608	654
		%	95.0	93.0	92.6	93.2	91.2	—	—	90.7	95.0
Курш- ская коса		N	67	152	135	163	167	144	118	471	475
	Местные	n	10	29	28	36	58	33	41	140	95
		%	15.0	19.1	20.7	22.1	34.7	23.0	34.7	29.7	20.0
	Иммиг- ранты	n	57	123	107	127	109	111	77	331	380
		%	85.0	80.9	79.3	77.9	65.3	77.0	65.3	70.3	80.0

Примечание. N — общее число пойманных птиц в контролируемом районе, n — число местных птиц или иммигрантов, % — доля местных птиц или иммигрантов. * — источник [5].

птиц выросла до 35% (см. табл. 26). У самцов доля местных птиц была достоверно выше, чем у самок (рис. 30) [135].

Анализ возрастной структуры гнездовой популяции мухоловки-пеструшки показал, что около 50% птиц местного происхождения представлены первогодками, 30% — двухлетками и т. д. (табл. 27). Нами было обнаружено, что наибольшая доля первогодков в популяции наблюдается после лет (1983 и 1986) с ранними сро-

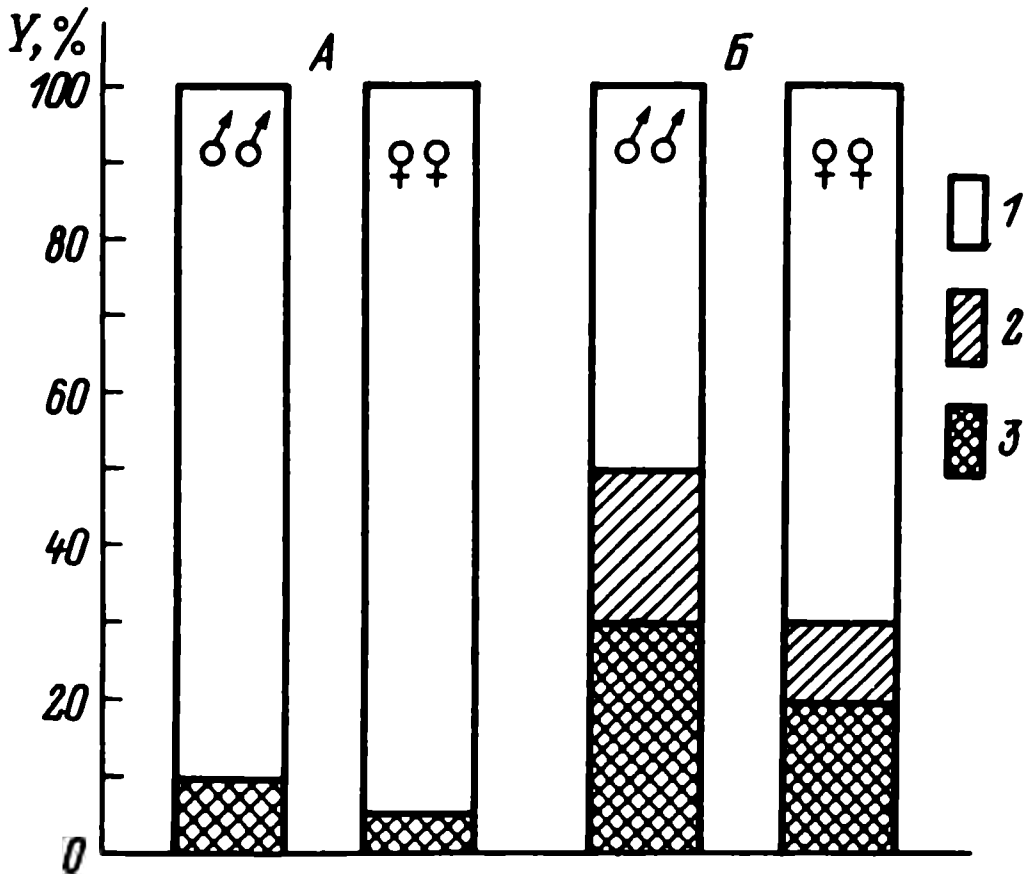


Рис. 30. Соотношение иммигрантов и птиц местного происхождения в популяции *Ficedula hypoleuca* в Карелии (А) и на Куршской косе (Б) [5, 135]:
1 — впервые размножающиеся на контролируемой территории иммигранты; 2 — иммигранты, которые размножались на данной территории в предыдущие годы; 3 — птицы местного происхождения. На оси ординат — доля птиц

Возрастная структура популяций *Ficedula hypoleuca*
в Карелии и на Куршской косе

Возраст, годы	Карелия*				Куршская коса			
	самцы		самки		самцы		самки	
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
Местные								
1	21	44	21	47	55	50	43	53
2	12	25	13	29	33	30	22	27
3	8	17	6	14	18	16	12	15
4	5	10	2	4	5	4	3	4
5	2	4	2	4	—	—	1	1
6	—	—	1	2	—	—	—	—
Всего	48	100	45	100	111	100	81	100
Иммигранты								
<i>x</i>	384	70	620	86	200	70	257	87
<i>x</i> +1	106	19	68	9	46	16	24	8
<i>x</i> +2	42	8	23	3	24	9	12	4
<i>x</i> +3	12	2	9	1	11	4	2	1
<i>x</i> +4	3	0.5	4	1	2	1	1	0.5
<i>x</i> +5	2	0.4	—	—	—	—	—	—
<i>x</i> +6	1	0.1	—	—	—	—	—	—
Всего	550	100	724	100	283	100	296	100

Примечание. *x* — возраст иммигрантов неизвестен, * — источник [7].

ками гнездования, отличающихся высокой успешностью размножения. Существует отрицательная связь между сроками гнездования популяции и долей местных первогодков, приступающих к размножению на следующий год (рис. 31). Откуда прилетают иммигранты в наш район исследования, сказать трудно. За весь период среди гнездящихся иммигрантов было только две птицы, окольцованные весной взрослыми за пределами Куршской косы (в Швеции и Польше). Исходя из данных о масштабе дисперсии у мухоловки-пеструшки (см. табл. 24, 25, рис. 22), мы предпола-

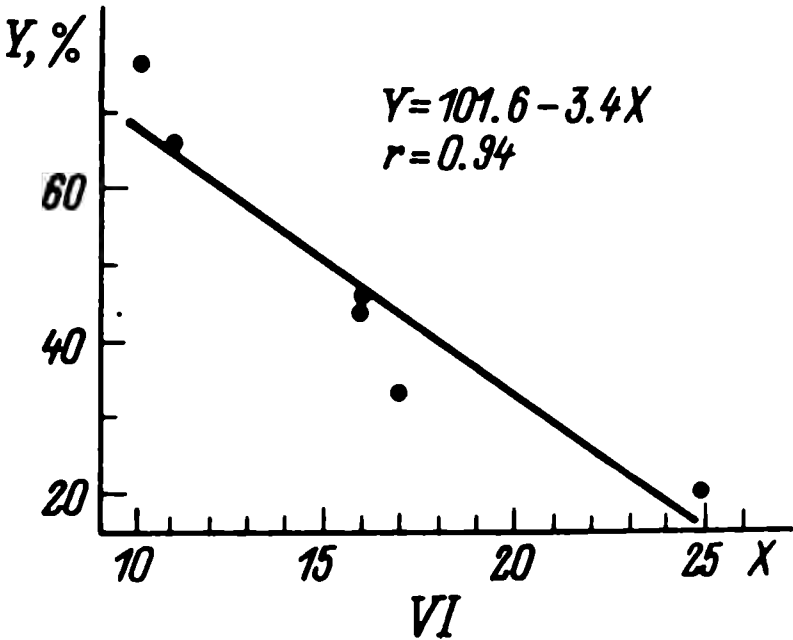


Рис. 31. Зависимость доли первогодков среди местных птиц от средней даты вылупления птенцов в предыдущем году у *Ficedula hypoleuca* на Куршской косе [135]:

На оси абсцисс — средняя дата вылупления птиц, на оси ординат — доля первогодков в популяции

гаем, что большинство появившихся в нашем районе иммигрантов родилось в пределах 40 км от места их гнездования [134]. Вероятно, большинство этих особей относится к одной популяции. Доля же иммигрантов из других популяций, видимо, не превышает нескольких процентов. Это подтверждают данные по зараженности мухоловок-пеструшек такими паразитами крови, как лейкоцитозоиды (*Leucocytozoidae*) [24]. Сравнение Валькюнасом степени зараженности местных и пролетных мухоловок лейкоцитозоонами, которые являются хорошим маркером северных популяций, показало, что в исследуемой куршской популяции, в первую очередь среди иммигрантов, зараженных особей нет, тогда как среди пролетных мухоловок доля таких особей составляет 11.5% [585]. Это является хорошим доказательством, что иммигранты в нашей популяции не являются пришельцами из других более северных популяций. Аналогичные доказательства «чистоты» куршской популяции от пришлых птиц получены Валькюнасом и для некоторых других видов, гнездящихся на Куршской косе — *Phylloscopus trochilus*, *Hippolais icterina*, *Fringilla coelebs* [24]. Циркуляции лейкоцитозоонов на Куршской косе не происходит из-за отсутствия специфических переносчиков (мошек), в то время как мигрирующие через косу птицы заражены этим паразитом экстенсивно.

В Карелии (Олонецкий район) по данным Артемьева [5] местные мухоловки-пеструшки в исследуемой им популяции составляют около 6%, т. е. в 4 раза меньше, чем в куршской популяции (см. табл. 26). Автор на основании этих данных приходит к выводу, что особи местного происхождения не играют существенной роли ни в формировании гнездового населения на контролируемой территории, ни в динамике его численности, однако следует учитывать, что эффективность контроля за вернувшимися птицами на Куршской косе значительно выше, чем в Карелии, что делает эти данные трудно сопоставимыми. Есть основания предполагать, что доля местных птиц в популяции, приводимая Артемьевым, является заниженной, поэтому говорить о популяционных различиях в соотношении местных птиц и иммигрантов на основании этих данных, видимо, не следует. Структура же карельской популяции сходна с таковой на Куршской косе (см. табл. 27).

Итак, на основании приведенных выше данных о соотношении птиц местного и неизвестного происхождения можно прийти к выводу, что исследуемые популяции мухоловки-пеструшки, несмотря на высокую долю иммигрантов, представляют собой самостоятельные популяции, достаточно изолированные от других популяций, поскольку подавляющее большинство этих иммигрантов не является действительно пришельцами, а принадлежат к той же популяции. В целом как для перелетных, так и оседлых видов, я думаю, характерно по крайней мере, в центре ареала наличие выраженных популяций, которые состоят преимущественно из особей местного происхождения, т. е. особей, родившихся

в пределах территории, занимаемой популяцией. На долю истинных иммигрантов (из других популяций) приходится, как мне кажется, не более 10%. Размеры же территории, занимаемой популяцией, могут сильно варьировать в зависимости от вида птиц, географического, топографического и биотопического расположения территории и т. п. (см. 1.10).

Г л а в а 5

ФОРМИРОВАНИЕ ТЕРРИТОРИАЛЬНЫХ СВЯЗЕЙ У ПТИЦ

5.1. Врожденно ли знание родины у птиц?

Тот факт, что перелетные птицы после зимовки нередко возвращаются для гнездования непосредственно в район рождения, может навести на мысль, что знание географического положения родины молодые птицы унаследовали от родителей. Имеется достаточно много косвенных аргументов против такого предположения, но только прямые факты могут служить строгим доказательством справедливости того или иного предположения. Такие факты были получены исследователями в 30—50-х годах нашего столетия. Первым, кто провел опыт по переселению птиц в 20-х годах, был Филлипс [по: 55]. Он перевез партию взрослых *Anas platyrhynchos* из Европы в Америку, однако опыт был неудачным с точки зрения «осаждения» птиц в новых местах, поскольку все они разлетелись в неизвестном направлении. Более удачными оказались эксперименты Вялинканга [545] по переселению в начале 30-х годов английских крякв на север Ладожского озера путем перевозки яиц. Часть вылупившихся под местными утками птиц впоследствии (после миграции с утками из Финляндии) была обнаружена в районе рождения (на Ладожском озере), а не в Англии, где были отложены яйца (табл. 28). Однако широко-масштабные эксперименты по перевозке птенцов некоторых перелетных видов в новые районы были проведены впервые нашими отечественными исследователями во главе с Исаковым и Поливановым [57, 75, 150]. В эти годы в стране начали проводить работы по заселению полезными птицами лесозащитных полос согласно государственной программе. Благодаря этим работам, которые имели приоритет и специально финансировались, были получены важные данные по формированию у птиц территориальных связей. В 1949 г. Исаков с коллегами [56] провели опыты по переселению *Anser anser*. Яйца гусей из Астраханского заповедника были перевезены для инкубации в Москву, откуда гусят в возрасте 4 суток отвезли в Дарвинский заповедник на Рыбинское водохранилище, где их продолжали выращивать в специальном загоне. Таким образом, гусята были смещены примерно на 1600 км

Результаты завозов яиц, птенцов, молодых и взрослых птиц
некоторых перелетных видов в новые гнездовые районы

Вид	Возраст птиц при выпуске, сутки	Дальность (км) и на- правление завоза	Доля ⁺ (%) пойманных в последующие годы птиц в районе		Источник
			вывоза	выпуска	
<i>Diomedea immutabilis</i>	Менее 30 35—150	400 SE	0.0 26.0	35.0 0.0	[281]
<i>Anas platyrhynchos</i>	Яйца 25—45	2000 NE ?	— —	50.0 35.0	[545] [384]
<i>Aix sponsa</i>	Птенцы	320	—	10.0	[406]
<i>Bucephala clangula</i>	Взрослые Птенцы	300	+ —	— +	[482]
<i>Branta canadensis</i>	50—55	160	—	21.0	[529]
<i>Anser anser</i>	Птенцы	1600 NNW	—	60.0	[56]
<i>Pandion haliaetus</i>	Яйца	500 N	0.0	15.5	[583]
<i>Larus canus</i>	Яйца	500 E	—	6.3	[406]
<i>Ficedula albicollis</i>	30 50	90 S	0.0 0.0	10.0 18.0	[395]
<i>Ficedula hypoleuca</i>	Взрослые 25 25	400 SW	24.2 0.0 0.0	0.0 3—5.0 7.5—13.0*	[56]
	Взрослые 30	45	18.2 0.0	0.0 5.5—9.0*	[150]
	Яйца Птенцы 36	250 W	0.0 0.0 0.0	10.6 13.5 7.5	[196]
<i>Fringilla coelebs</i>	30 40	26 NE	0.0 8.6	9.1 0.0	[125]

Примечание. + — доля взята от числа выпущенных птиц; * — доля от птиц, имевших прикормку в районе выпуска.

к ССЗ от места откладки яиц. Выращенные гуси (27 особей) успешно поднялись на крыло и первое время постоянно совершали облеты территории. Всем гусям подрезали крылья и не отпустили на зимовку. На следующий год весной и летом гуси жили на полной свободе. Сразу после линьки им снова подрезали крылья и оставили на вторую зимовку. Весной 1951 г. гуси вновь получили полную свободу. Две пары из них загнездились. Осенью 10 птиц улетели на зимовку, остальные 8 гусей за ними не последовали и остались зимовать в месте выпуска. Весной 1952 г. 6 птиц (60%) из улетевших вернулись в заповедник. Осенью они вновь улетели на зимовку. Оставшиеся же в заповеднике 8 гусей объединились

в стаю, регулярно совершали облеты территории, но зимовать остались в том же районе. Весной 1953 г. 6 гусей вновь вернулись и загнездились в заповеднике. Осенью все, кроме одного, опять улетели и вновь вернулись весной 1954 г., когда им было почти 5 лет. Они успешно вывели своих птенцов и вновь покинули заповедник до весны 1955 г. Таким образом, Рыбинское водохранилище обогатилось новым гнездящимся видом. Гуси же, которые перевозились взрослыми во время линьки, не возвращались в последующие годы в район выпуска.

Другие опыты по завозу птиц Исаков с коллегами [57] осуществили с *Ficedula hypoleuca*. Две партии птенцов (1060 особей) преимущественно в возрасте 10—12 суток, были перевезены на машине из Приокско-Тerrasного заповедника (Московская область) в Центрально-Черноземный заповедник (Курская область), т. е. примерно на 400 км к ЮЮЗ. После нескольких дней передержки в возрасте около 20—25 суток они были выпущены в двух изолированных дубравах, отстоящих друг от друга на 15 км. Первая партия (462 особи) была выпущена 22 июля без последующей искусственной подкормки птиц. Выводки почти сразу же стали кочевать в поисках корма, и на 5 день из 63 выводков лишь один был отмечен на месте выпуска. На следующий год из этой партии 3—5% птиц были обнаружены в районе выпуска. Вторая партия (501 особь) была выпущена 30 июля в месте, где им устроили специальную прикормку (стаканчики с мучными червями). Выводки из этой партии сохранялись до 10 дней после выпуска, некоторые птицы держались здесь около 17 суток. На следующий год из этой партии вернулось от 7 до 13% птиц, т. е. в 2—3 раза больше, чем из 1-й партии, не получавшей подкормки. Интересно, что птицы из 1-й партии, которые рано покинули место выпуска, на следующий год вернулись не только в дубраву, где их выпустили, но и в соседний лес, куда выпустили птиц из 2-й группы. Мы предполагаем, что более высокая возвращаемость птиц, получавших подкормку, связана не столько с их, возможно, меньшей смертностью в послегнездовой период по сравнению с птицами из 1-й группы, сколько с их меньшим рассеиванием после выпуска, когда у них начинает формироваться связь с территорией будущего гнездования (см. 5.2). Это подтверждается тем, что мухоловки из 1-й партии, более широко расселившиеся после выпуска, вернулись не только в «свою» дубраву, но и в соседнюю, находящуюся в 15 км от нее.

Из 95 выпущенных в Курских дубравах взрослых самок-мухоловок ни одна особь не вернулась в последующие годы в район выпуска, зато 23 (24%) птицы вернулись на прежнее место гнездования. Возвращаемость же взрослых самок в исследуемом районе обычно составляет около 26%. Таким образом, птицы, которых сместили в гнездовой период на 400 км, изменив тем самым место отлета на зимовку, вернулись в прежний район гнездования столь же успешно, как и контрольные птицы [56].

Сходные опыты по завозу мухоловок-пеструшек провел в 1953—1955 гг. Щербаков [150]. Птенцов вместе с родителями переселяли на 45 км из Мордовского заповедника в Краснослободский лесхоз и выпускали в небольших островках леса (общей площадью 150 га), окруженных степью. Во всех случаях родители бросали своих перевезенных птенцов и возвращались на старое место, где начинали кормить чужих птенцов. После этого от перевозки родителей отказались, и стали перевозить только птенцов. 14 июля 1953 г. было перевезено и выпущено в новом месте 200 слетков, которых брали перед вылетом (в возрасте около 15 суток) и держали в клетках еще 10—15 суток. Таким образом, их выпускали в возрасте 25—30 суток. На следующий год в район выпуска вернулись 11 (6 самцов и 5 самок) особей, т. е. 5.5% от числа выпущенных птиц. Из них 3 самца и 2 самки загнездились здесь же и через год. Второй завоз был осуществлен 11 июля 1954 г. В новом районе было выпущено 208 слетков, которых ежедневно подкармливали муравьиными куколками на специальных столиках. Птицы держались в районе выпуска до 13 августа, т. е. дольше, чем птицы без подкормки. На следующий год вернулось и загнездилось 19 (12 самцов и 7 самок) птиц — 9% от числа выпущенных, т. е. больше, чем в первом опыте. Интересные результаты дали опыты по переселению взрослых птиц. Сначала завезли 18 самцов и 20 самок, пойманных в период откладки яиц. Птицы были выпущены в день отлова (1 июня). Через 20 дней в районе выпуска и вывоза был проведен сплошной отлов гнездящихся птиц. Из 38 перевезенных птиц 13 (3 самца и 10 самок) вернулись в район, откуда их увезли, и вновь загнездились либо в своих прежних дуплянках, либо в соседних. В районе выпуска осталась на гнездование только 1 самка, которая заняла дуплянку в 100 м от места выпуска. Местонахождение остальных 24 особей установить не удалось. В следующем опыте перевезли 151 птицу (70 самок и 81 самца), которых после отлова в период откладки яиц содержали в клетках около 10 суток. Выпуск производился тремя группами — 21, 27 мая и 3 июня. Из 70 перевезенных самок 20 (27%) особей остались гнездиться в районе выпуска и только 6 (9%) вернулись на место прежнего гнездования. Было обнаружено, что процент гнездящихся в районе выпуска птиц заметно возрастает с увеличением длительности их передержки в неволе после отлова. После передержки стимул к возвращению птиц в прежний район гнездования ослабевает, что, вероятно, связано с тем, что начинает доминировать программа размножения, которая блокирует стремление вернуться домой. На следующий год ни одна из переселенных птиц не вернулась в район выпуска, несмотря на успешное гнездование здесь. Щербаков предположил, что успешное переселение взрослых птиц возможно только в том случае, если они завозятся достаточно далеко, и их новый путь миграции нигде не совпадает со старым, но это предположение опровергается результатами завозов Лихачевым [75] взрослых мухоловок-пеструшек на боль-

шие расстояния — до 1000 км (из Приокско-Тerrasного заповедника в заповедник Аскания-Нова). Пойманные 12 мая самки через 10 суток были выпущены в Асканийском парке. В начале июня две из перевезенных птицы вновь были обнаружены на гнездовании в месте весеннего отлова. В другом опыте взрослые самки были пойманы 22 мая, перевезены и выпущены 1 июня. Через 2 недели 4 птицы были обнаружены в прежнем районе. Как это ни удивительно, все 6 птиц пролетели тысячу километров и вернулись точно в те же кварталы леса, где они приступили к гнездованию после весенней миграции. Птицы, которых перевозили позже, когда у них была полная кладка, как правило, оставались в районе выпуска и приступали к повторному гнездованию. В Аскании-Нова мухоловки-пеструшки раньше не гнездились, поскольку южная граница ареала у этого вида проходит значительно севернее. В последующие после завоза годы взрослые птицы не вернулись в район выпуска, в отличие от птенцов, которые родились здесь у родителей-переселенцев. Первогодки вернулись в Асканию-Нова и образовали, таким образом, новое поселение за пределами гнездового ареала.

Более чем через 20 лет западногерманские исследователи, Берндт и Винкель [196], повторили опыты наших отечественных исследователей по завозу птенцов и яиц мухоловки-пеструшки с целью выяснения сроков формирования у этого вида связи с местом будущего гнездования. Яйца, птенцов и молодых мухоловок перевозили в пределах ФРГ между двумя лесными районами, отстоящими друг от друга на 250 км. Было перевезено 154 яйца, 67 птенцов в возрасте 11—13 суток и 80 молодых птиц в возрасте 36 суток. В последующие годы в районе, куда перевезли и подложили в дуплянки яйца, было обнаружено на гнездовании от 5 до 11% (в зависимости от района выпуска) птиц из числа вылупившихся на новом месте. Из перевезенных птенцами в районе выпуска на следующий год было поймано 13.5%, а из перевезенных молодыми — 7.5% птиц. В районах же, откуда их вывезли, не было обнаружено впоследствии ни одной птицы.

Опыты по завозу птенцов были проведены и на других перелетных видах (см. табл. 28). Все эти опыты дали однозначный результат: перевезенные птенцами (или яйцами) птицы у перелетных видов возвращаются не в район рождения, а в район, где их выпустили, даже если их перевезли на расстояния в сотни, а то и более тысячи километров от родины. Наоборот, перевезенные взрослыми или молодыми после определенного возраста (после того, как связи с территорией будущего гнездования сформировались), птицы возвращаются не в район выпуска, а на прежнее место. Ли и Круз [384] вырастили в неволе 648 перелетных *Anas platyrhynchos* и выпустили их в возрасте 25—45 суток в резервате, в Северной Дакоте (США), на огороженный участок с водоемом, где их подкармливали до осени. К концу ноября они улетели. Следующей весной около 35% самок вернулись в резерват. Если принять во

внимание естественную смертность и эффективность обнаружения, в район выпуска должно было вернуться, по мнению авторов, 43% особей — больше, чем известно для свободно выросших крякв. Сарренди [529] в Канаде перевез 273 нелетающих (в возрасте 7—8 недель) *Branta canadensis* и выпустил в 160 км от места вылупления. На следующий год на месте выпуска было обнаружено 17% самцов и 25% самок. Из этих птиц 85% самок и 32% самцов были зарегистрированы в пределах 1.6 км от места выпуска. Большинство самок (80%) и самцов (68%) вернулись сюда же через год.

Итак, экспериментальные факты свидетельствуют о том, что у перелетных птиц нет врожденного знания родины. Ее местонахождение птицы устанавливают в послегнездовой период (см. 5.2). Нет также никаких доказательств, что птенцы могут установить свое географическое положение, находясь в гнезде.

5.2. Сроки формирования связи с районом будущего гнездования у перелетных птиц

Относительно времени образования у перелетных птиц территориальных связей с гнездовым районом были высказаны разные точки зрения. Некоторые исследователи предполагали, что эти связи у птиц возникают только после того, как они впервые загнездятся [45, 83]. Например, Мальчевский [83] считал, что молодые птицы улетают на зимовку, не образовав территориальных связей с определенным районом гнездования. В качестве данных, подтверждающих это предположение, он использовал информацию о том, что у некоторых видов (в частности *Carpodacus erythrinus*, *Erithacus rubecula*) птицы не возвращаются для гнездования в район рождения или на место, где они держались в послегнездовой период, но хорошо возвращаются (только чечевицы) в район своего первого гнездования [45, 47, 83]. Однако данные, полученные по обыкновенной чечевице Штьернбергом [525] в Финляндии и нами на Куршской косе, свидетельствуют о том, что определенная часть птиц, хотя и небольшая, возвращается для гнездования в район рождения (см. табл. 4, 16).

Большинство же исследователей в настоящее время приходит к выводу, что впервые связь с районом будущего гнездования у перелетных птиц формируется до начала осенней миграции (табл. 29). В качестве доказательства этому они используют многочисленные данные о возвращении определенной доли птиц, нередко достаточно значительной, для гнездования в район рождения (см. табл. 16), однако это косвенные данные. Существуют прямые доказательства, подтверждающие эти предположения. В первую очередь о раннем формировании территориальных связей с районом будущего гнездования свидетельствуют результаты экспериментальных завозов яиц, птенцов и молодых птиц в новые

**Время формирования связи с территорией будущего гнездования
у некоторых перелетных видов**

Вид	Период запечатления территории	Возраст птиц, сутки	Источник
<i>Diomedea immutabilis</i>	До подъема на крыло	30—150	[281]
<i>Ardea cinerea</i>	Во время дисперсии		[446]
<i>Branta canadensis</i>	До начала дисперсии	более 50	[529]
<i>Larus ridibundus</i>	Во время дисперсии		[25]
<i>Jynx torquilla</i>	Тот же	35—50	[129]
<i>Delichon urbica</i>	До начала дисперсии		[345]
<i>Progne subis</i>	Во время дисперсии		[279]
<i>Acrocephalus palustris</i>	Тот же		[266]
<i>Ficedula albicollis</i>	Во время линьки	45—55	[395]
<i>F. hypoleuca</i>	Во время дисперсии	35—50	[133]
<i>Phylloscopus trochilus</i>	До начала дисперсии	30—40	[122]
<i>Sylvia nisoria</i>	Тот же	30—40	[122]
<i>S. curruca</i>	Во время дисперсии	40—55	[129]
<i>S. atricapilla</i>	Тот же		[573]
<i>Hippolais icterina</i>	Тот же	30—45	[122]
<i>Motacilla alba</i>	Тот же	35—50	[101]
<i>Anthus trivialis</i>	Тот же	40—55	[129]
<i>Lanius collurio</i>	Тот же	35—55	[129]
<i>Emberiza schoeniclus</i>	Во время линьки	40—55	[327]
<i>Spizella pusilla</i>	До начала дисперсии		[161]
<i>Sturnus vulgaris</i>	Тот же	30—35	[122]
<i>Fringilla coelebs</i>	Тот же	30—40	[125]
<i>Carpodacus erythrinus</i>	Во время или после дисперсии		[129]

районы у некоторых перелетных видов (см. 5.1, табл. 28). Результаты эти опытов убедительно показали, что птицы возвращаются для гнездования в тот район, в котором они находились до отлета на зимовку, даже если он находится за 1000 км от места их рождения. Работ, специально посвященных определению конкретных сроков образования связей с гнездовой территорией у перелетных птиц, существует мало. Долгое время исследователи чисто умозрительно делали предположение о сроках формирования у птиц территориальных связей. Например, Исаков [55] предполагал, что привязанность к определенным местам у птиц возникает с первых дней их жизни и со временем усиливается все больше и больше. Найс [437] же считала, что формирование территориальной связи с гнездовым районом у птиц продолжается на протяжении всего периода от вылета их из гнезда до отлета на зимовку. Первым исследователем, который провел специальный эксперимент с целью выяснения конкретных сроков становления связи с районом будущего гнездования у перелетного вида (*Ficedula albicollis*), был немецкий исследователь Лёрль [395]. Этот эксперимент считается классическим, на него ссылаются все исследователи, которые занимаются решением этой проблемы. Что же сделал Лёрль?

В 1955 г. он собрал из дуплянок (в ФРГ) 100 птенцов мухоловки-белошейки и с помощью своих коллег кормил их вручную в вольере до приобретения самостоятельности. Одну группу птиц он содержал в районе их рождения, другую — в 30 км от того места. В возрасте около 25 суток молодые птицы из этих групп были выпущены на свободу в 90 км к югу от места, где содержалась вторая группа. В районе выпуска мухоловки-белошейки ранее не гнездились. На следующий год в районе выпуска было поймано 9 (18%) самцов и 1 (2%) самка. Возвращаемость у этого вида в естественных условиях составляет около 4% для самцов и 3% для самок. Лёрль предположил, что более высокая возвращаемость экспериментальных птиц (самцов) связана, во-первых, с отсутствием гибели их до момента выпуска, а во-вторых, с отсутствием конкуренции за дупла с другими особями своего вида весной в районе, куда они вернулись. Однако нам кажется, что высокая возвращаемость экспериментальных самцов связана не столько с низкой конкуренцией за дуплянки в районе выпуска, сколько с более точным запечатлением ими района выпуска из-за меньшего, возможно, разлета их в период, когда формировалась связь с территорией будущего гнездования. Во втором опыте были выкормлены 92 мухоловки. 44 особи выпустили на свободу в возрасте 45—50 суток, когда они линяли, а 48 особей — после окончания линьки, в возрасте около 60 суток. На следующий год в районе выпуска были обнаружены 4 самца из первой партии, т. е. 9% от числа выпущенных птиц, и ни одной особи из второй партии. Вернувшиеся самцы были пойманы в 200 м от места выпуска. На основании этих результатов Лёрль пришел к выводу, что впервые образование связей с районом будущего гнездования у мухоловки-белошейки происходит во время линьки, за 2 недели до отлета на зимовку, в возрасте около 45—55 суток. Однако результаты этих опытов, с нашей точки зрения, не позволяют сделать вывод, что в естественных условиях у этого вида запечатление территории происходит именно в этом возрасте, а не раньше, как у мухоловки-пеструшки (см. табл. 28). Наши опыты с выкормленными зябликами (подробное описание опытов см. дальше) показали, что птицы не могут установить связь с территорией, пока их не выпустят из вольеры. В результате, задерживая птиц в вольере до более позднего возраста, мы тем самым задерживаем начало запечатлевания птицами территории, поэтому вполне возможно, что у мухоловок-белосеек, содержащихся Лёрлем в вольере до 45-суточного возраста, период образования территориальных связей был сдвинут на более позднее время, по сравнению со свободноживущими птицами. Не исключено, что в естественных условиях связь с территорией будущего гнездования у этого вида начинает формироваться, как и у мухоловки-пеструшки, в возрасте около 35 суток.

У мухоловки-пеструшки, судя по результатам завозов птенцов и молодых птиц Берндтом и Винкелем [196], а также по нашим данным [133], запечатление территории будущего гнездования

происходит в возрасте от 35 до 50 суток, т. е. в период, когда происходит дисперсия молодых птиц. В этот период большинство особей оказывается на расстоянии нескольких километров от места рождения (см. рис. 15), однако некоторые особи успевают улететь до начала запечатлевания территории на десятки километров (см. табл. 21). Окончание периода запечатления района будущего гнездования у мухоловки-пеструшки рассчитано нами, во-первых, по времени отлета подавляющего большинства (95%) молодых птиц на зимовку (см. рис. 16), а во-вторых, по продолжительности остановки птиц при послегнездовых перемещениях (к 50-суточному возрасту птицы практически перестают задерживаться в одном месте более чем на сутки [133]). По данным Балена [180] мухоловки-пеструшки в возрасте 45—65 суток уже находятся на расстоянии 70—200 км от места рождения, а во второй половине августа (в возрасте около 70—80 суток) окольцованных в нашей стране птиц находят на пролете в Италии, Португалии и Марокко [75]. Через Куршскую косу уже в августе летят мухоловки-пеструшки, которые, вероятно, имеют информацию о районе будущего гнездования (расположенного к северу или северо-востоку от нашего района исследования), поскольку не возвращаются к нам в последующие годы для гнездования (рис. 32).

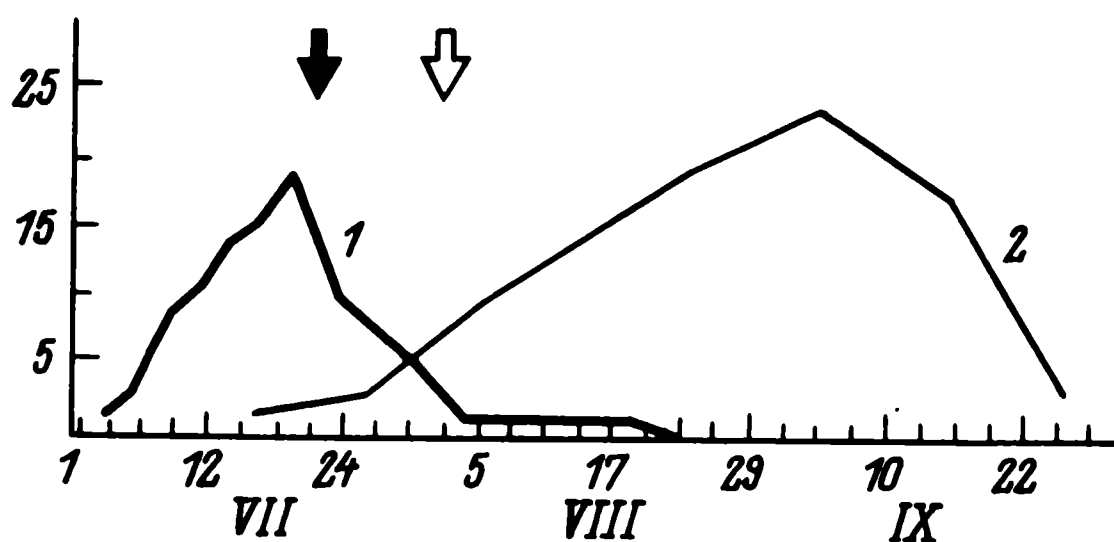


Рис. 32. Календарные сроки ухода местных молодых птиц (автохтонов) из контролируемого ловушками района по данным последних отловов (1) и сроки прихода иммигрантов (2) у *Ficedula hypoleuca* на Куршской косе [133]:

Темная и светлая стрелки указывают дату, когда исчезает из контролируемого района 70 и 95% местных птиц. На оси абсцисс — дата отлова птиц, на оси ординат — доля пойманных птиц

Другой вид, у которого мы подробно исследовали сроки формирования связи с районом будущего гнездования, — *Fringilla coelebs* [125]. В первую очередь мы выявили, к какому возрасту молодые птицы, которые имеют высокий уровень филопатрии (см. табл. 4), покидают район рождения. Было выяснено, что большинство (70%) особей исчезает из района, куда они возвращаются весной, к 40-суточному возрасту (см. рис. 16). Следовательно, к этому возрасту связь с районом будущего гнездования у птиц должна

сформироваться. Далее мы обнаужили, что те особи, которые покидают район рождения до 30-суточного возраста в последующие годы дают достоверно меньший процент возврата, нежели, птицы, находящиеся в нем 40 суток и более (рис. 33). На основании этих данных мы пришли к выводу, что у большинства зябликов в нашем районе исследования связь с территорией будущего гнездования должна происходить в возрасте от 30 до 40 суток, т. е. в тот

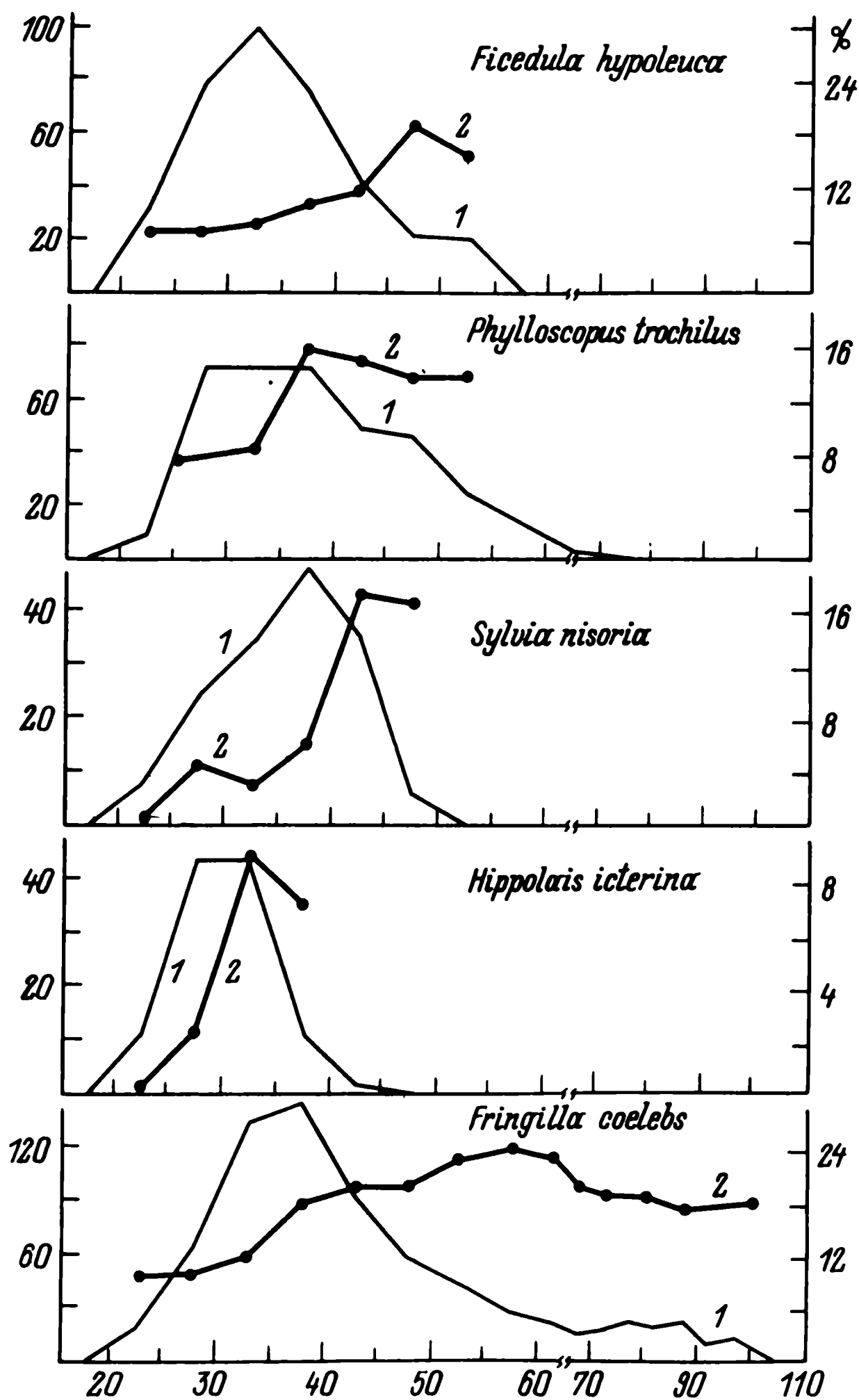


Рис. 33. Возвращаемость птиц в зависимости от возраста их ухода из района рождения на Куршской косе
 На оси абсцисс — возраст птиц при последнем отлове, сут; на оси ординат: слева — количество пойманных в ловушки птиц (1); справа — доля пойманных в последующие годы птиц (2)

период, когда молодые птицы уже стали самостоятельными, но еще не начали активно покидать район рождения. Важно было проверить этот вывод экспериментально. С этой целью мы осуществили серию завозов молодых зябликов разного возраста (от 25 до 60 суток) из района рождения (окрестности полевого стационара «Фрингилла») в небольшой изолированный дюнами лесной массив (около 1.5 км²), который находится на Куршской косе в 26 км к северо-востоку от стационара (см. рис. 1). Предварительно мы выяснили с помощью мечения птенцов зябликов цветными кольцами и последующего слежения за их возвращением на следующий год, что практически нет обмена особями между этими двумя районами [125]. Всего нами было перевезено (в закрытой машине) 127 зябликов: 44 — в возрасте 25—30 суток, 36 — 40—45 суток, 22 — 46—50 суток и 25 — 50—60 суток. После перевозки птицы были сразу же выпущены на волю. На следующий год в районе выпуска были обнаружены только те особи (9% от числа выпущенных), которые были перевезены до 40-суточного возраста, в то время как в районе, откуда их увезли, были пойманы птицы из 2 (8%), 3 (9%) и 4 (4%) партий, которых перевезли в возрасте более 40 суток. Таким образом, результаты эксперимента подтвердили наше предположение о том, что впервые связь с территорией будущего гнездования у зябликов формируется преимущественно в возрасте от 30 до 40 суток. Этот период мы называли «чувствительным» по аналогии с периодом запечатления птицами различных образов (см. 5.6).

Однако возникает вопрос — насколько время импринтинга территории, на которую птица будет стремиться вернуться весной, жестко фиксировано; другими словами, способны ли молодые зяблики впервые запечатлеть эту территорию в более позднем, чем обычно, возрасте. Чтобы ответить на этот важный вопрос, мы провели в 1985 г. специальный эксперимент. С этой целью из гнезд в окрестностях стационара «Фрингилла» было взято 34 птенца зяблика (в возрасте 8—11 суток), которых дальше кормили вручную и содержали в двух небольших открытых вольерах (каждая около 1 м²), расположенных менее чем в 100 м от больших ловушек. Ранее нами было выяснено [130], что, находясь в вольере, зяблики не способны установить связь с территорией, на которой их содержат (см. 5.6). В этих вольерах птиц содержали до 50-суточного возраста, после чего выпустили на свободу непосредственно в месте содержания, где им устроили прикормку. Из 34 выпущенных птиц 31 (91%) особь попала в течение месяца либо в большую ловушку, либо залетела в открытую вольеру, где их содержали. Две особи после выпуска погибли. Большинство птиц после выпуска отлавливалось постоянно (до 16 раз). Средняя продолжительность пребывания птиц в месте содержания после выпуска составила 32 суток. Около 70% особей покинули район выпуска к 90-суточному возрасту, к середине сентября.

На следующий год в том же районе в стационарные ловушки попались 3 особи (9.4%). Эффективность отлова зябликов стационарными ловушками составляет около 30%; следовательно, в район выпуска должно было вернуться 10—11 птиц, т. е. одна треть из подопытных птиц, практически все выжившие к весне. Возвращаемость же контрольных птиц, которые были окольцованы в 1985 г. на гнездах в районе стационара ($n=157$), составила 10.8%. Результаты данного эксперимента позволяют сделать вывод, что время запечатлевания молодыми зябликами территории будущего гнездования жестко не фиксировано. Птицы способны запечатлеть территорию, на которую они будут стремиться вернуться весной, даже в позднем возрасте (после 50 суток), если они не имели возможности по каким-либо причинам сделать это в обычные сроки (в возрасте 30—40 суток). Это говорит о том, что у молодых птиц до отлета на зимовку врожденная программа по импринтингу района будущего гнездования должна быть обязательно выполнена. Возможно, что пока данная программа не будет реализована, птица не начнет осеннюю миграцию. В программе, вероятно, записаны наиболее оптимальные для вида (возможно, и популяции) возрастные сроки импринтинга территории будущего гнездования, поскольку у разных видов они могут заметно отличаться (см. табл. 29). Однако границы «чувствительного» периода импринтинга территории будущего гнездования, видимо, жестко не фиксированы и в случае необходимости могут быть сдвинуты на более позднее время.

По данным Артемьева [4] в Карелии (Олонецкий р-н) у *Fringilla coelebs* запечатлевание территории будущего гнездования происходит несколько позже (в возрасте около 50 суток), чем на Куршской косе. Запечатлевание происходит после того, как сеголетки покидают район рождения и перемещаются в места, где они приступают к линьке.

На основании сроков отлета молодых птиц из района рождения (см. рис. 16) и возвращаемости их в последующие годы (табл. 4, рис. 33) были выделены наиболее вероятные сроки образования связей с территорией будущего гнездования еще у 10 перелетных видов, размножающихся на Куршской косе (см. табл. 29). Было выяснено, что у *Jynx torquilla*, *Sylvia curruca*, *Hippolais icterina*, *Motacilla alba*, *Anthus trivialis*, *Lanius collurio*, *Carpodacus erythrinus* формирование связей с местом будущего гнездования происходит преимущественно после ухода молодых птиц из локального района рождения, именно поэтому они имеют низкую возвращаемость в район рождения в последующие годы (табл. 4, рис. 34). К аналогичному выводу пришли исследователи, изучавшие сроки формирования территориальных связей у *Ardea cinerea* [446], *Larus ridibundus* [25], *Progne subis* [279], *Acrocephalus palustris*, *A. scirpaceus* [266], *Ficedula albicollis* [395], *F. hypoleuca* [196], *Emberiza schoeniclus* [327]. Они обнаружили, что у этих видов птицы предпочитают возвращаться для гнездования не в район

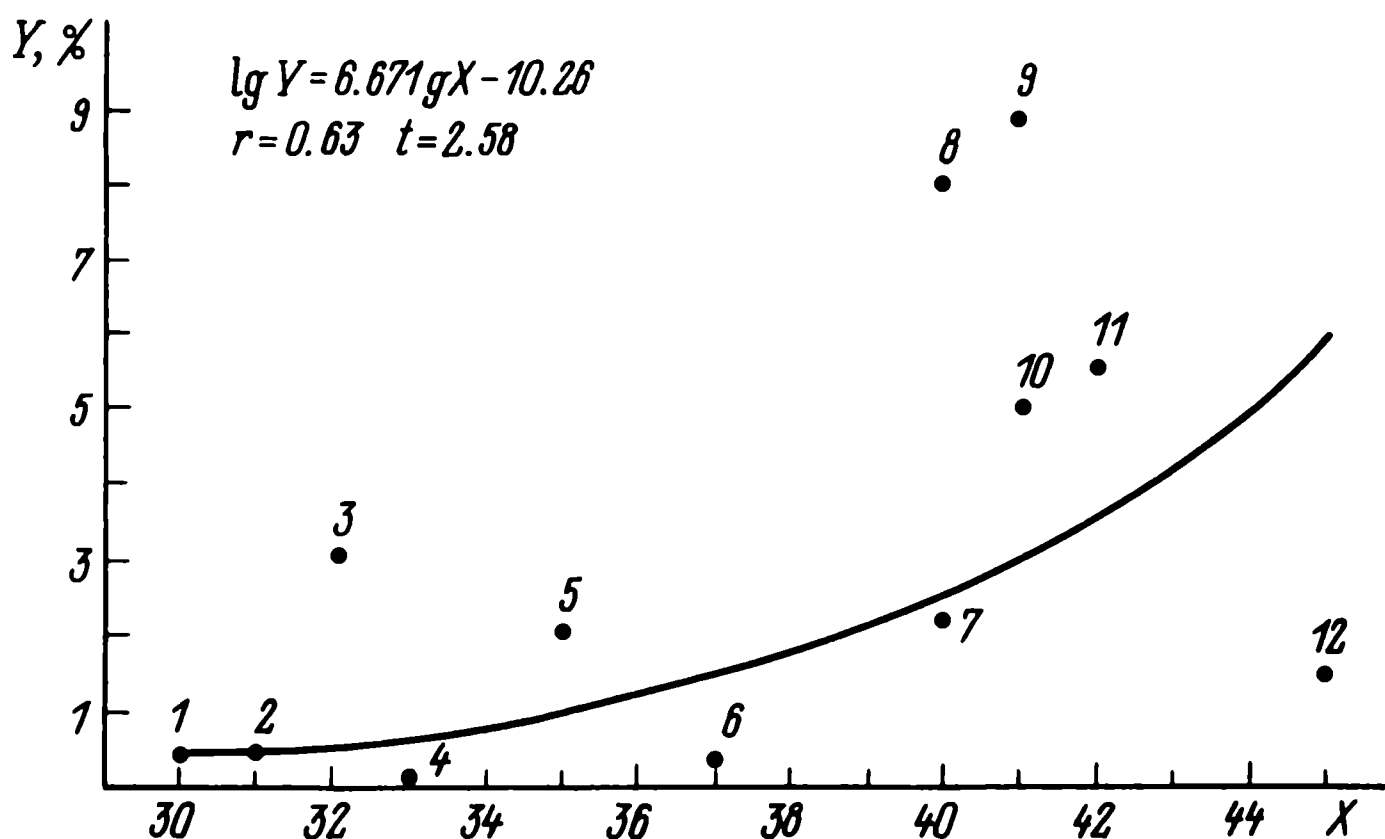


Рис. 34. Возвращаемость птиц у 12 перелетных видов в зависимости от возраста их ухода из района рождения на Куршской косе [129]:

1 — *Carpodacus erythrinus*, 2 — *Hirundo rustica*, 3 — *Hippolais icterina*, 4 — *Motacilla alba*, 5 — *Ficedula hypoleuca*, 6 — *Lanius collurio*, 7 — *Anthus trivialis*, 8 — *Sylvia nisoria*, 9 — *Fringilla coelebs*, 10 — *Jynx torquilla*, 11 — *Phylloscopus trochilus*, 12 — *Sylvia curruca*

На оси абсцисс — средний возраст ухода птиц, сут; на оси ординат — доля пойманных в последующие годы птиц

рождения, а в том место, куда они расселились в процессе ювенильной дисперсии. Алисон [163] установил, что самки *Clangula hyemalis*, помеченные молодыми, гнездятся впоследствии в тех местах, где они часто обнаруживались в послегнездовой период. Литвин и Сыроечковский [74], изучая привязанность к месту гнездования и рождения у *Chen caerulescens*, выяснили, что самки предпочитают возвращаться для гнездования в район рождения, хотя в молодом возрасте в послегнездовой период держатся в нескольких десятках километров от родной колонии. Исходя из пространственной разобщенности места гнездования и районов послегнездовых кочевок у белых гусей, авторы высказали предположение, что запечатление места рождения у этого вида на о. Врангеля происходит в годовалом возрасте, после возвращения семей на территорию колонии. Это весьма сомнительно. Во-первых, экспериментально показано, что у других видов гусей запечатление района будущего гнездования происходит до начала первой осенней миграции (см. табл. 28, 29). Во-вторых, высокий уровень филопатрии, обнаруженный у белого гуся как на о. Врангеля, так и в Канаде (см. табл. 16), свидетельствует о том, что связь с районом будущего гнездования у молодых птиц должна устанавливаться до отлета их на зимовку. Считать же, что в район рождения они могут попасть весной только со своими родителями, нет оснований. Родители могут погибнуть на зимовке или на пролете, поэтому молодые должны сами иметь представление, где находится их район рождения. Конечно, молодые гуси могут запечатлеть в по-

слегнездовой период одну территорию, а приступить к гнездованию на другой, либо в результате спейсинга, либо подражая взрослым птицам, в том числе своим родителям, но это не свидетельствует о том, что у белых гусей впервые устанавливается связь с районом будущего гнездования лишь в годовалом возрасте.

Интересно происходит формирование связей с районом будущего гнездования у *Progne subis* в Северной Америке [279]. Примерно через неделю после вылета птенцов взрослые птицы начинают изгонять молодых из района рождения. Браун [223] считает, что это делается для того, чтобы молодые незапечатлевали район рождения как место будущего гнездования. Именно поэтому, считают исследователи, в родной колонии на следующий год встречено менее 1% меченых птиц, тогда как в соседних колониях, расположенных на расстоянии 5—16 км, гнездится около 8% окольцованных птиц.

Таким образом, у большинства перелетных птиц (как воробьиных, так и неворобьиных) связь с районом будущего гнездования формируется до начала первой осенней миграции. У каждого вида, видимо, существует определенный период, когда образование этих связей происходит наиболее эффективно. У воробьиных птиц этот период приходится преимущественно на возраст от 30 до 50 суток. Различия между видами в первую очередь объясняются тем, что у одних связь с территорией формируется преимущественно до отлета молодых птиц из района рождения, у других — после отлета, во время или после окончания ювенильной дисперсии. Если связь с территорией будущего гнездования у большинства особей устанавливается во время нахождения их в районе рождения, то тогда они покажут на следующий год высокий уровень филопатрии. Если же эта связь у птиц образуется после ухода из района рождения, то тогда величина филопатрии у них будет низкой или вообще равной нулю, если все особи до начала запечатления территории успели покинуть район вылупления (рис. 34). Однако в этом случае они будут проявлять верность другой, «неродной» им территории, где они держались после отлета из района рождения, поэтому частые споры между исследователями относительно величины филопатрии у перелетных птиц вызваны тем, что исследователи, как правило, работают с разными видами, у которых могут отличаться сроки формирования территориальных связей. Достаточно небольших различий в соотношении времени отлета молодых птиц из района рождения и времени образования у них территориальных связей чтобы наблюдалось значительное разнообразие в величине филопатрии у разных видов — от полного отсутствия возвращаемости птиц в район рождения до возвращения большинства выживших к весне птиц.

5.3. Формирование связи с территорией будущего гнездования у перелетных птиц

У многих оседлых видов молодые птицы после ювенильной дисперсии оседают в районе, где они будут впоследствии гнездиться (см. 4.4), поэтому в принципе они могут устанавливать связь с этим районом в любое время, начиная с момента оседания их вплоть до начала гнездования на следующий год. Однако исследования территориального поведения у некоторых видов в послегнездовой период показали, что связь с районом будущего гнездования у них образуется так же, как у перелетных видов, в послегнездовой период.

Вейс и Мейер [555] исследовали территориальное поведение у *Parus atricapillus* в штате Висконсин (США). После вылета из гнезда молодые держатся вместе с родителями в течение 3 недель в районе рождения. В конце июня — начале июля семьи распадаются, и молодые начинают расселяться. В конце июля и августе у молодых птиц дисперсия заканчивается и развивается привязанность к тому месту, где они будут впоследствии гнездиться. После окончания ювенильной дисперсии происходит формирование связи с районом будущего гнездования и у *Parus cristatus* [11].

У *Sitta europaea* по данным Бардина [10] и Маттисена [410] со второй половины июня начинаются выраженные перемещения молодых птиц. В это время происходит занятие ими территории. К началу июля формирование поселений завершается, и сложившаяся структура сохраняется неизменной до февраля следующего года. Молодые поползни оседают на постоянной территории, как правило, до начала постювенильной линьки или в самом ее начале.

Формирование связи с территорией будущего гнездования у *Passer montanus* по данным Пиновского [107] происходит в период осеннего тока (в конце августа — первой половине сентября). В этот период самцы занимают дупла или гнездовые домики и защищают их от других самцов. Занятие дупла парой в значительной степени предопределяет ее дальнейшее гнездование весной. В августе Пиновским был проведен эксперимент по перемещению молодых ворьбьев из одной стаи в другую, находящихся в 8 км друг от друга. Всего была перевезена 341 птица, которых поместили цветными кольцами. Выяснилось, что птицы, перевезенные в сентябре и октябре, предпочитают возвращаться в свою стаю. Результаты этого эксперимента свидетельствуют о том, что молодые воробьи к сентябрю уже имеют привязанность к определенной территории, куда и стремятся вернуться.

Супруги Вилчко [561] исследовали формирование территориальных связей у почтовых голубей. Они пришли к выводу, что связь с районом рождения у молодых голубей начинает формироваться в процессе тренировочных полетов в окрестностях голубятни в возрасте около 50 суток. К 70-суточному возрасту у активно летающих голубей связь с районом, где находится голубятня,

может полностью сформироваться. Если же птицам не давать возможности совершать полеты в районе голубятни до 3—4-месячного возраста, то образование связей произойдет позже, после того, как они получат такую возможность.

Таким образом, видимо, нет принципиальных различий в сроках формирования территориальных связей с районом будущего гнездования у перелетных и оседлых птиц. Бэйкер [176] считает, что образование территориальных связей как у мигрирующих, так и оседлых, животных приходится на ранние этапы их онтогенеза, когда молодые особи совершают наиболее активные перемещения и знакомятся с территорией, превышающей по размерам ту, которую занимают взрослые особи.

5.4. Время образования связи с зимовкой у перелетных птиц

В главе 3 мы показали, что у многих перелетных видов наблюдается постоянство мест зимовки. Следовательно, птицы должны на первом году жизни устанавливать связь с определенным районом (или районами) зимовки. Когда же это происходит конкретно?

Некоторые исследователи высказывали предположение, что связь с зимовочной территорией у перелетных птиц устанавливается на протяжении всей зимы. Например, Зауэр [487] считал, что у *Pluvialis dominica* формирование связей с районом зимовки может происходить в любое время, от момента прилета их (в сентябре) до отлета весной (в марте). Фретвелл [288] высказал предположение, что молодые птицы у некоторых вьюрковых видов после прилета на зимовку устанавливают связь сперва с одним районом, а затем в середине зимы с другим. Швартц [500] и Медвей [416] высказали предположение, что у перелетных птиц фиксация зимовки происходит непосредственно перед началом весенней миграции.

Однако работами американских исследователей, Мевалдтом и Ральфом [470], было показано, что у *Zonotrichia leucophrys* и *Z. atricapilla* образование связей с зимовочной территорией приурочено к довольно ограниченному периоду, который приходится на вторую половину декабря. Исследователями была проведена серия завозов молодых и взрослых птиц из района, где они впервые были пойманы после прилета на зимовку в Калифорнию, в новые районы на расстояния от 4 до 160 км. Всего в период с 28 ноября по 6 марта было перевезено 411 взрослых и 444 молодых особей. На следующий год во всех районах выпуска производился контроль за окольцованными птицами. Было обнаружено, что в районы выпуска вернулись только те птицы, которые были перевезены молодыми до 9 января. Доля вернувшихся на новое место зимовки составила 4—6%. Те же птицы, которые были перевезены моло-

дыми после 9 января (вплоть до 6 марта), были пойманы на следующий год не в районе выпуска, а на месте их первого отлова. Птицы, которых перевозили взрослыми, вернулись на следующий год только на свою прежнюю зимовку.

Стьюарт и Коннор [524] исследовали время формирования связи с зимовкой у *Dendroica palmarum* на Багамских островах. Птиц отлавливали, метили цветными кольцами и выпускали в трех разных местах, отстоящих друг от друга на 10, 13 и 22 км. Всего было поймано 111 древесниц. Из них 34 были выпущены на месте отлова (контрольная группа), остальные перевезены в другие места. Из контрольной группы на месте кольцевания в ту же зиму поймали 32% особей. Из 14 птиц, перевезенных и выпущенных в 22 км в период с 26 ноября по 16 декабря, обратно вернулось в ту же зиму 4 (27%). Три особи из них были первогодками, они были перевезены соответственно 28 ноября, 1 и 2 декабря. Это свидетельствует, что связь с местом зимовки у них установилась уже к началу декабря. Из 63 древесниц, перевезенных и выпущенных в период с 16 января по 30 апреля, вернулось 23 (36%) особи. Птицы возвращались относительно медленно (наиболее быстрое возвращение — 22 км за 7 суток), но точно на то место, где они были отловлены. Это указывает на то, что территория зимовки запечатлевается птицами очень точно.

Результаты этих исследований свидетельствуют о том, что связь с местом зимовки у перелетных птиц происходит на первом году жизни, преимущественно в начале зимы. Вероятно, у каждого вида, как и в случае с гнездовым районом, существует определенный период, когда формируются связи с районом зимовки. У видов, которые склонны к кочевкам в течение зимы, образование территориальных связей, вероятно, может происходить на протяжении всей зимы.

5.5. Как долго птицы сохраняют верность территории?

Многие виды птиц становятся половозрелыми только через несколько лет после рождения. Из перелетных видов позже всех (на 7—8 году жизни и даже позже) приступают к гнездованию Procellariiformes — альбатросы, буревестники и др. [103]. Тем не менее эти виды проявляют высокую верность району рождения (см. табл. 18). Следовательно, все эти годы птицы помнят полученную в раннем возрасте информацию о местонахождении района, с которым они однажды установили связь. Обычно все это время птицы проводят вне района их будущего гнездования, хотя у альбатросов отмечено, что в возрасте 3—5 лет неполовозрелые птицы возвращаются в район рождения, держатся в нем некоторое время, а потом опять исчезают на несколько лет. С чем связаны эти визиты исследователи не знают. Не исключено, что таким образом птицы корректируют первичную информацию о местона-

хождении района будущего гнездования. Вообще птицы обладают совершенной долговременной памятью. Исаков [54] описал случай, когда один любитель птиц поймал весной поющего соловья и увез его в город, расположенный в 300 км, и держал его 6 или 7 лет. Однажды весной этот соловей улетел из клетки. Любитель решил поехать на то место, где много лет тому назад поймал соловья. Как это ни удивительно, он поймал его точно на том же месте, где и первый раз.

Лонди [396] описывает случай гнездования *Hirundo daurica* в одном и том же месте (в Италии) после 6 лет отсутствия. По мнению автора, это свидетельствует о том, что ласточки способны запоминать несколько мест гнездования и использовать их в разные годы.

Иовченко [52] приводит интересные данные о «территориальной памяти» у *Carpodacus erythrinus*. В 1983 г. в ущелье Ала-Арча (Западный Тянь-Шань) она отловила чечевиц, которых использовала для экспериментальных работ (в том числе в Ленинграде), а год спустя (в августе) выпустила их на свободу в г. Кара-Балта, примерно в 100 км к северо-западу от места поимки. После этого они, вероятно, улетели зимовать в Индию — их традиционное место зимовки. В 1985 г. во время гнездования 5 птиц из этой группы были обнаружены в том же гнездовом районе, что и 2 года назад, причем одна пара гнездилась в том же составе на прежнем участке. В другом случае самец, который был пойман первогодком в 1980 г. и в течение 3 лет жил в неволе (в 100 км от места поимки), а потом улетел, попался (в 1985 г.) в сеть на том же месте, что и 5 лет назад. Гнездо он построил в 10 м от своего первого гнезда.

Эти уникальные факты свидетельствуют о том, что полученная птицей на первом году жизни информация о местонахождении гнездовой территории хранится в ее памяти очень долго, по-видимому, на протяжении всей ее жизни, при этом точность этой информации со временем практически не нарушается, поскольку птица оказывается способной через несколько лет вернуться с больших расстояний на территорию радиусом в несколько метров.

5.6. Возможный механизм образования территориальных связей у птиц

По мнению некоторых исследователей, явление формирования территориальных связей у птиц имеет много общего с явлением запечатления (импринтинга), детально описанным Хейнротом [330] и Лоренцем [397] при исследовании реакции следования птенцов за родителями у выводковых птиц, а позже установленным при анализе таких форм поведения птиц, как выбор полового партнера, заучивание песенных напевов, распознавание звездной карты неба, необходимой для ориентации птиц при миграции и некоторых других. В 1951 г. Торп [535] высказал предположение,

что верность дому у птиц возникает путем запечатления территории. По существу, считает Слоним [120], запечатлеваться могут не только живые и неживые объекты, но и макро- и микроландшафты. Робертс и Вейгл [480] демонстрируя *Junco hyemalis* цветные слайды, соответствующие зимним и летним местообитаниям этого вида, обнаружили, что постепенное увеличение светлой части суток вызывало у них смену предпочтения зимних местообитаний на летние. Уменьшение же дня вызывало обратную реакцию. Предпочтение выражалось через количество времени, проводимое птицами перед определенными слайдами.

Лоренц [397] рассматривал импринтинг как особую форму обучения, принципиально отличающуюся от других форм обучения. К наиболее важным критериям импринтинга относят наличие «чувствительного» периода, когда обучение идет наиболее эффективно, необратимость обучения, т. е. переобучение затруднено или невозможно, наконец, надежность обучения, которое обеспечивает длительное хранение информации без существенного изменения ее [110].

Удовлетворяет ли этим критериям явление формирования территориальных связей у птиц? В первую очередь важно определить, есть ли у птиц «чувствительный» период в становлении связи с территорией. Мы показали (см. 5.2), что образование связи с территорией будущего гнездования у разных видов приурочено к определенному, довольно короткому этапу онтогенеза (см. табл. 29). Можно предположить, что у каждого вида есть «чувствительный» период, когда связи с территорией будущего гнездования формируются наиболее эффективно. Время наступления этого периода может, к примеру, контролироваться некой врожденной программой или быть связанным с определенной стадией развития особи, однако имеются факты (см. 5.2), что если птицам не дать возможность в этот период установить связь с территорией, то это они могут сделать позже, как только получают такую возможность. Таким образом, этот период не фиксирован жестко во времени. Кроме того, известно, что птицы устанавливают связи не только с районом будущего гнездования, но и с местами линьки, зимовки и миграционными остановками (см. главу 3). Эти связи устанавливаются преимущественно на первом году жизни птицы, но могут образовываться и позже, если такая необходимость возникнет. Можно ли считать за «чувствительный» период весь первый год жизни птицы, когда формируются основные территориальные связи, трудно сказать. В настоящее время исследователи импринтинга предполагают, что может существовать не один тип чувствительного периода [80]. Вообще сейчас исследователи склонны рассматривать импринтинг не как особую форму научения, а как явление, имеющее много общего с обычным условно-рефлекторным обучением [80]. Однако, если рассматривать образование территориальных связей у птиц как простое запоминание каких-то характеристик территории, то тогда возникает ряд вопросов. Неясно,

во-первых, почему этот процесс все же приурочен, хоть и не жестко, к определенному этапу онтогенеза, по крайней мере, в случае запечатления района будущего гнездования. Во-вторых, почему информация, полученная птицей в этот период (о местонахождении этого района), остается в долговременной памяти, не «перебивается» другой, позже поступившей информацией и выступает в качестве ведущей информации (см. 5.1). Поскольку на протяжении жизни перелетная птица может собрать информацию о многих территориях (нескольких гнездовых и зимовочных территориях, местах линьки, миграционных остановках и др.) вся эта информация должна храниться в памяти птицы в строго определенном порядке.

Таким образом, несмотря на то, что механизм образования территориальных связей у птиц пока не выяснен, можно предположить, что с функциональной точки зрения он представляет собой одну из форм так называемого предпрограммированного научения [80]. Такое научение генетически запрограммировано и происходит преимущественно в определенный период жизни особи. Такая форма научения дает возможность птицам, которые совершают ежегодные миграции, успешно запечатлевать свои территории гнездования, зимовки, линьки и др.

5.7. Какую информацию о территории запечатлевают птицы?

На сегодняшний день это — один из наиболее загадочных и интригующих вопросов в орнитологии. Он непосредственно связан с очень сложной проблемой навигации птиц (см. главу 6), над решением которой работают многие исследователи разных специальностей во всем мире. В первую очередь важно понять, как птицы определяют географическое местоположение локального района, с которым устанавливают территориальную связь.

При необходимости определить свое географическое положение, человек использует специальные навигационные приборы, чтобы определить широту и долготу данного места. С помощью простых навигационных приборов (компаса, секстанта и хронометра) можно определить место нахождения с ошибкой в несколько километров [143]. При использовании для навигации искусственных спутников Земли ошибка может быть уменьшена до нескольких десятков метров, но для этого потребуется более десятка спутников, сеть наземных станций, следящих за ними, система мощных компьютеров для расчета параметров их орбит и целый ряд других сложных и дорогостоящих устройств.

Перелетные же птицы, возвращаясь нередко с огромных расстояний (до 10 тысяч км), находят не только нужный район с радиусом в несколько километров, но и свой крошечный участок, на котором они родились, гнездились или зимовали в прошлом году (табл. 30).

**Точность возвращения птиц в район рождения и гнездования
у некоторых перелетных видов**

Вид	Район	Число пойманных птиц	Доля поймок, %	Расстояние, км	Источник
<i>Podiceps auritus</i>	Г	7	71	0.05	[277]
<i>Diomedea immutabilis</i>	Р, Г	69, 378	70, 85	0.02 0.0*	[281]
<i>Oceanodroma leucorhoa</i>	Г	68	69	0.0*	[557]
<i>Ciconia ciconia</i>	Р, Г	403, 29	21, 76	10.0 0.0	[423]
<i>Bucephala clangula</i>	Г	46	63	0.2	[220]
<i>Somateria mollissima</i>	Г	195	70	0.2	[475]
<i>Branta canadensis</i>	Р	97	79	0.5	[388]
<i>Cygnus olor</i>	Р	30	25	1.6	[243]
<i>Haematopus ostralegus</i>	Р	46	80	0.5	[по: 109]
<i>Calidris alpina</i>	Р, Г	57, 144	80, 79	0.5 0.2	[515]
<i>Scolopax rusticola</i>	Р	33	21	1.0	[241]
<i>Larus canus</i>	Р	87	91	0.5	[по: 109]
<i>L. delawarensis</i>	Г	24	54	0.0*	[213]
<i>Sterna hirundo</i>	Р	100	80	0.5	[по: 109]
<i>Hirundo rustica</i>	Р, Г	72, 90	33, 48	1.0 0.01	[240]
<i>Delichon urbica</i>	Р, Г	82, 200	90, 95	1.0 0.3	[по: 109]
<i>Ficedula hypoleuca</i>	Р, Г	217, 226	22, 65	1.0 0.5	[134]
<i>Phylloscopus trochilus</i>	Р, Г	15, 34	73, 60	1.0 0.2	[382]
<i>Sturnus vulgaris</i>	Р	72	75	1.0	[138]
<i>Emberiza schoeniclus</i>	Г	19	58	0.5	[333]
<i>Fringilla coelebs</i>	Р	231	72	0.5	[128]

Примечание. Р — район рождения; Г — гнездования; * — возвращение птиц в прежнее гнездо.

Вопрос, как перелетные птицы находят свой «дом», интересует людей давно, вероятно, с тех пор, как был установлен факт их возвращения на прежнюю территорию. Первым, естественно, стало предположение, что птицы отыскивают свою территорию по знакомым им ландшафтными ориентирам. Согласно концепции Хейнрота [330], сформулированной в 1941 г., птица, попав в незнакомый ей район, начинает поиск, либо случайный, либо используя определенную стратегию полета (например, по спирали), пока не выйдет в знакомый ей район. Эта гипотеза «случайного поиска или пилотирования» впоследствии не подтвердилась. Появились экспериментальные доказательства, что птицы (в частности, почтовые голуби), лишенные возможности видеть ландшафт с помощью специальных контактных линз, успешно находят местоположение голубятни [497]. Саму голубятню в данном случае они не могли найти, но рассаживались в пределах нескольких сотен метров от нее. Ландшафтные ориентиры, видимо, используются птицами для нахождения своей территории только в пределах того района, который им хорошо известен благодаря систематическим полетам. У разных видов размер этого района может существенно отли-

чаться. Например, некоторые морские птицы или дневные хищники, которые в поисках корма совершают дальние кочевки, могут знать визуально достаточно большое пространство вокруг своего гнезда, в то время как мелкие насекомоядные птицы во время гнездования обычно перемещаются в пределах нескольких десятков метров от гнезда, поэтому площадь знакомой им территории может быть очень небольшой. Предполагается, что у птиц в знакомом им районе формируется своего рода «мозаичная карта», куда включены различные ориентиры (отдельные деревья, водоемы, поляны, просеки и т. п.) и компасные направления от ориентиров к «дому» и от одного ориентира к другому [560, 563]. Вилчко [563] считают, что такая карта дает возможность птице прямо и быстро двигаться к цели в пределах знакомого им района. Итальянские исследователи во главе с Папи [451], а также западногерманский исследователь Вальраф [551] считают, что в «мозаичную карту» голубей включены запахи из окружающих голубятню районов, которые они улавливают, анализируют и связывают с компасным направлением к дому.

Какую же информацию птицы используют для нахождения дома в незнакомом им районе? В настоящее время ряд исследователей пришли к выводу, что птицы имеют еще одну карту — «навигационную». Предполагается, что эта карта включает в себя, по крайней мере, два географических параметра (например, вертикальную составляющую магнитного поля Земли и изолинии силы притяжения), которые при наложении создают некую градиентную сетку, которая позволяет птице устанавливать с помощью количественных измерений и сравнения их свое местонахождение относительно дома (рис. 35) [560, 563]. В отличие от «мозаичной карты», такая «градиентная карта» должна охватывать большую территорию радиусом в сотни, а то и тысячи километров. Предполагается, что формирование «градиентной карты», вернее некой ее части, происходит у птиц в раннем возрасте, когда они начинают свободно перемещаться в районе «дома» [563]. После того, как такая карта сформируется или, другими словами, установится связь с территорией, птицы станут способными определять географическое положение своего дома, даже находясь на значительном расстоянии (сотни километров) от него. Предполагается, что оказавшись в незнакомом ей районе птица измеряет локальное значение одного из градиентов и сравнивает его со значением, которое запомнила в районе дома. При этом считается, что она должна знать направление градиента относительно стран света. Если, например, градиент в районе выпуска имеет меньшее значение, чем в районе дома, то птица делает «заключение», что она находится западнее своего дома, поэтому надо лететь на восток. Измерение второго градиента дает ей информацию о том, смещена ли она к северу или к югу от дома. В результате интеграции этих двух измерений птица находит верное направление на дом (см. рис. 35). Если птица попадает в район, где один из градиентов имеет ано-

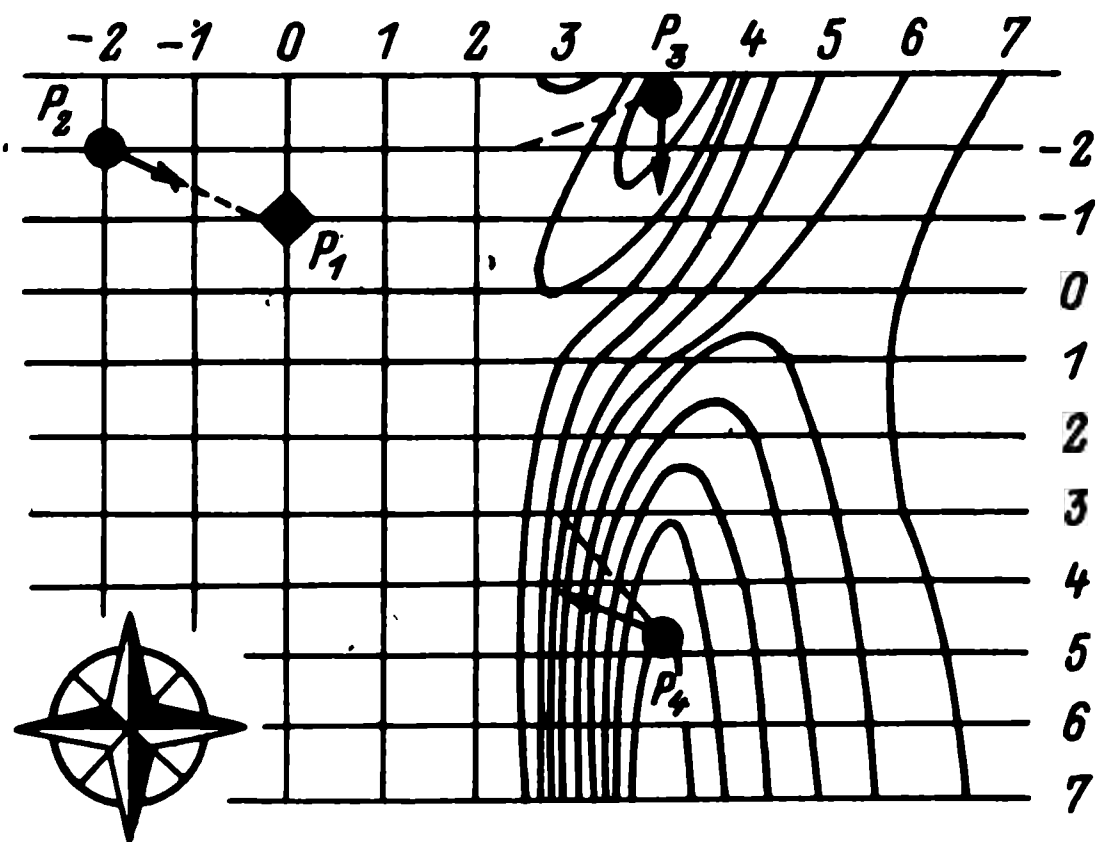


Рис. 35. Гипотетическая «навигационная карта» почтовых голубей *Columba livia* (направленно-ориентированная схема пространственного распределения градиентов). Один из градиентов изменяется аномально в одном из районов [560]:

P_1 — местоположение голубятни, $P_{2,3,4}$ — место выпуска птиц, стрелка указывает стартовую ориентацию голубей сразу после выпуска, прерывистая линия — направление к «дому»

мальное изменение (например, в районе магнитной аномалии), то она будет ошибаться в выборе правильного направления на дом (см. рис. 35). Действительно, проверка способности почтовых голубей к хомингу в районах магнитных аномалий показала, что они выбирают неправильное направление к дому [383].

Как же формируется у птиц «градиентная» и «мозаичная» карты? Чтобы ответить на этот очень непростой вопрос, в первую очередь важно было выяснить, могут ли птицы устанавливать географическое положение своего дома, не покидая его, т. е. находясь в голубятне, вольере, павильоне и т. п. Если бы оказалось, что они способны это сделать, то тогда открывались бы для исследователей большие возможности для экспериментального выявления этих физических параметров, которые птицы используют для составления «градиентной карты». Сначала Крамер [378], а затем Вальраф [548] на основании опытов по хомингу молодых голубей пришли к выводу, что почтовые голуби способны установить местоположение своего дома, не покидая его, если имели возможность наблюдать небольшую полоску неба у горизонта. В дальнейшем Вальраф [549] совместно с итальянскими исследователями [452] пришел к выводу, что голуби могут определить положение голубятни, если имеют возможность анализировать все запахи, которые приносит ветер с разных расстояний и направлений. Однако опыты Вилчко [561] свидетельствуют о том, что молодые нетренированные голуби находят дорогу к дому не потому, что они знают местоположение его, а поскольку обладают специальным

врожденным механизмом, с помощью которого они запоминают маршрут движения. Выпущенные в незнакомом месте голуби осуществляют «реверсию курса» и выходят к своей голубятне. Если при этом птиц завозить в измененном магнитном поле, то они летят неверным курсом. Чтобы иметь возможность осуществлять истинную навигацию (с помощью, например, «градиентной карты»), согласно Вилчко, почтовые голуби после подъема на крыло должны иметь возможность совершать полеты в районе голубятни. Только после этого они становятся способными возвращаться домой, используя знание местоположения своей голубятни. Исследование тренированных голубей, длительное время выпускаемых из постоянной точки вблизи Франкфурта (ФРГ), показало, что при первых полетах у птиц наблюдались значительные отклонения (до 30°) азимутов по часовой стрелке [566]. После же 40 таких полетов величина отклонений стартового направления голубей уменьшилась на 12° . Это свидетельствует, по мнению Вилчко, о постоянной интеграции птицами различного рода ориентиров, расположенных в районах, прилегающих к голубятне, для совершенствования навигационной карты, однако все эти опыты касаются почтовых голубей, которых человек с помощью искусственного отбора существенно изменил. Важно понять, как происходит определение местоположения дома у диких птиц.

С целью выяснения того, могут ли молодые птицы определить координаты места, где их содержат, не покидая его, мы провели специальный эксперимент с выкормленными вручную зябликами [130]. В 1977 г. 118 зябликов, взятых птенцами из гнезд на Куршской косе, содержались в помещении (70% птиц в пос. Рыбачий и 30% на полевом стационаре «Фрингилла») до 25—28 суток. После этого их перевели в небольшой павильон (8 м^2), находящийся на территории стационара «Фрингилла» рядом с большой стационарной ловушкой (см. рис. 1). Первую партию (контрольную) из 48 особей выпустили на свободу возле павильона в возрасте более 30 суток. Экспериментальную группу из 70 особей содержали в павильоне весь период, когда у зябликов в естественных условиях происходит становление связи с районом будущего гнездования. В возрасте 50—70 суток их вывезли на закрытой машине и выпустили за пределами Куршской косы в 70 км юго-западнее (см. рис. 1). Лесной массив, где их выпустили, мало чем отличался от такового на косе. В районе выпуска была организована прикормка на несколько дней. Птицы находились в хорошем состоянии, так что вероятность их гибели была не больше, чем у птиц, выпущенных возле павильона. После выпуска птицы из контрольной группы держались в районе полевого стационара в среднем 27 ± 2.5 суток, хотя отдельные птицы находились здесь около 2 месяцев. В это время они часто попадались в большие ловушки, расположенные в 18—400 м от места выпуска. Таким образом, птицы активно перемещались в пределах 500 м от павильона, где их содержали до выпуска. Большинство особей (76%) покинуло район выпуска

к 80-суточному возрасту, тогда как свободно живущие зяблики в этом районе уходят к 40-суточному возрасту, хотя продолжительность пребывания их в этом районе после вылета из гнезда тоже составляет около 28 суток. На следующий год в гнездовой период в большие ловушки, расположенные в 70—400 м от павильона, попало 7 (14.6%) особей из контрольной группы и ни одной особи из экспериментальной. Не были обнаружены экспериментальные птицы и в районе выпуска, вероятно, из-за менее тщательного контроля, который осуществлялся в этом районе весной. Птицы же из контрольной группы показали такую же возвращаемость, как и свободно живущие птицы, окольцованные птенцами на гнездах. На основании результатов этого эксперимента мы пришли к выводу, что, находясь в полуоткрытом павильоне, откуда птицы могли наблюдать часть неба вокруг Полярной звезды и солнце на протяжении большей части дня (за исключением точки восхода и захода), а также ограниченную территорию около павильона, зяблики не могут установить связь с районом, где их держат, вернее определить координаты этого района. Именно поэтому, мы предполагаем, они и не смогли вернуться сюда на следующий год, в то время как контрольные птицы, имевшие возможность свободно перемещаться в окрестностях павильона хотя бы в радиусе нескольких сотен метров, прекрасно справились с этой задачей.

Чтобы отсечь сомнения относительно того, что именно птицы из контрольной группы запомнили (локальный район выпуска или же весь маршрут отлета их с Куршской косы), мы провели дополнительный эксперимент с молодыми зябликами. 25 особей в возрасте более 40 суток, т. е. после окончания периода запечатления района будущего гнездования, отловили (на территории стационара «Фрингилла»), вывезли за пределы косы и выпустили в 30 км юго-западнее места поимки (см. рис. 1). На следующий год 2 (8%) особи были пойманы на том же месте. Эти данные свидетельствуют о том, что птицам для успешного возвращения не надо знать «подходов» к запечатленной территории, по крайней мере, в радиусе 30 км [130].

Таким образом, наши данные так же, как и данные, полученные Вилчко на почтовых голубях, показывают, что птицам для определения географического положения «дома» (образования территориальных связей) необходимо иметь возможность свободно перемещаться в его окрестностях какое-то время. Видимо, это является обязательным условием для того, чтобы птицы могли составить «мозаичную» и «навигационную» карты района, куда они вернутся весной для гнездования. Вилчко [561] предполагают, что у почтовых голубей становление и развитие таких карт происходит постепенно. Вначале птицы накапливают некий опыт ориентации, совершая спонтанные полеты вокруг голубятни. Затем они начинают анализировать, измерять и запоминать градиенты неких географических факторов непосредственно в окрестностях дома.

В дальнейшем на основании этого знания они могут анализировать и измерить эти градиенты в других районах. Степень обучения при этом может сильно варьировать у разных особей, в первую очередь из-за разной активности тренировочных полетов. Установлено, что одни особи улетают на большое расстояние от голубятни, тогда как другие крутятся непосредственно возле нее. Значение таких полетов состоит, по мнению Вилчко, в том, что во время них голуби знакомятся с распределением потенциальных навигационных факторов на большей площади. Однажды составленная карта, по крайней мере в первые годы жизни птицы, постоянно дополняется новой информацией. В результате, как показали некоторые опыты, голуби учатся правильно ориентироваться даже в районе магнитных аномалий, однако, вероятно, существуют фундаментальные отличия между процессами формирования «навигационной карты» и дальнейшего усовершенствования ее. Первый процесс, видимо, находится под генетическим контролем: однажды сформированная «карта» сохраняется, вероятно, на протяжении всей жизни птиц, тогда как второй процесс адаптирует эту карту к меняющимся локальным условиям.

Глава 6

ХОМИНГОВЫЕ И НАВИГАЦИОННЫЕ СПОСОБНОСТИ ПТИЦ

В предыдущих главах мы показали, что перелетные птицы проявляют верность не только гнездовой и зимовочной территориям, но и территории линьки, кормежки, отдыха и др. Эти территории птицы хорошо знают и успешно находят их не только во время миграции, но и в гнездовой и зимовочный периоды при хоминге. Как же птицы находят эти территории, часто удаленные друг от друга на сотни и тысячи километров?

6.1. Гнездовой хоминг перелетных птиц

Многими исследователями было показано, что если гнездящуюся птицу увезти и выпустить в другом месте, даже удаленном на сотни километров от гнезда, то через некоторое время она вернется обратно (см. табл. 31). К настоящему времени получено большое количество данных по гнездовому хомингу самых разных видов. В таблице приведены только некоторые наиболее впечатляющие факты. При изучении хоминга исследователей обычно интересуют следующие вопросы: какая доля из перевезенных птиц вернется, какова скорость возврата и в каком направлении птицы стартуют после выпуска. Значительно реже исследователям удастся проследить сам маршрут, которым птицы возвращаются домой.

Доля вернувшихся при хоминге птиц может существенно варьировать не только у разных видов, но и в разных регионах у одного и того же вида, и даже в разных выпусках в одном месте. Успешность хоминга часто зависит от внешних сопутствующих факторов: времени выпуска, погодных условий, состояния птицы и др. Часто различия в возвращаемости птиц указывают не столько на их разную способность к хомингу, сколько на разную степень мотивации их к возвращению. Об этом свидетельствует и относительно низкая скорость возвращения птиц (табл. 32). Часто при возвращении домой птицы передвигаются короткими перелетами, много времени тратят на кормежку, отдых и т. п. Летят же они около 1—2 ч в день. Например, радиопрослеживание за

Способность к гнездовому хомингу у некоторых перелетных птиц
(составлено по Matthews [407] и Карри-Линдалу [59])

Вид	Число за- везенных птиц	Доля вернув- шихся птиц, %	Расстояние завозов, км
<i>Pygoscelis adeliae</i>	225	19.1	189—2162
<i>Puffinus puffinus</i>	696	66.5	104—4908
<i>Diomedea immutabilis</i>	18	77.8	2100—6293
<i>Oceanodroma leucorhoa</i>	160	61.3	105—756
	61	78.7	260—4768
<i>Sula bassana</i>	24	58.3	106—343
<i>Ciconia ciconia</i>	25	52.0	48—2699
<i>Larus fuscus</i>	225	60.4	48—829
<i>L. argentatus</i>	164	92.7	100—1403
<i>Sterna hirundo</i>	80	45.0	151—734
<i>S. paradisaea</i>	17	64.7	56—409
<i>S. fuscata</i>	53	43.4	106—2092
<i>Anous stolidus</i>	66	50.0	72—2092
<i>Apus apus</i>	21	47.6	241
<i>A. melba</i>	36	33.3	1609—9978
<i>Jynx torquilla</i>	19	31.6	340—1497
<i>Hirundo rustica</i>	86	81.4	45—658
	56	37.5	399—1851
<i>Delichon urbica</i>	26	26.9	508—724
<i>Riparia riparia</i>	237	38.8	40—280
<i>Petrochelidon pyrrhonota</i>	143	45.5	64—184
<i>Progne subis</i>	10	100.0	51—374
<i>Luscinia svecica</i>	20	10.0	439
<i>Lanius collurio</i>	12	8.3	1192
<i>Sturnus vulgaris</i>	802	28.2	64—1851
<i>Turdus iliacus</i>	76	17.1	48—342
<i>Molothrus ater</i>	28	39.3	51—177

7 *Hylocichla mustelina*, проведенное Эйблом с коллегами [159] в штате Нью-Йорк, показало, что выпущенные утром птицы (на расстоянии 7—17 км от гнезда) сначала кружились у места выпуска, потом начали двигаться в направлении дома короткими перелетами (в среднем 2 км/день) преимущественно вечером. Днем они держались среди древесной растительности. Двигались дрозды как в ясную погоду, так и при сплошной облачности и даже дожде. Направление движения у них было четко ориентировано в сторону «дома». Весь путь при таком медленном перемещении занял около недели. До гнезда добрались 3 особи, остальные либо прекратили перемещение, не долетев несколько километров, либо потерялись из зоны слежения.

В других случаях перевезенные птицы демонстрируют достаточно высокую скорость возвращения (см. табл. 32). Иногда скорость хоминга бывает поразительной, как например у *Apus apus*, который за 4 ч преодолел 241 км, или у *Puffinus puffinus*, когда 6 птиц пролетели 378 км со скоростью около 56 км/ч [406].

Примеры быстрого хомингового полета птиц
(составлено по Matthews [407])

Вид	Расстояние завоза, км	Время хоминга, ч	Скорость хоминга, км/ч
<i>Puffinus puffinus</i>	201	10	20
<i>Sula bassana</i>	343	24	14
<i>Larus argentatus</i>	167	3.5	48
<i>Sterna hirundo</i>	650	37	18
<i>Apus apus</i>	241	4	60
<i>A. melba</i>	1609	69	23
<i>Hirundo rustica</i>	409	26	16

Кистяковский и Смогоржевский [63], завозя *Hirundo rustica* и *Sturnus vulgaris* в районе Киева на разные расстояния (от 1 до 60 км), выяснили, что с малых расстояний до 5 км ласточки возвращались со скоростью около 6 км/ч, тогда как с 45 км — около 24 км/ч. У скворцов с расстояний до 5 км скорость возвращения составляла 4 км/ч, а с расстояния 35 км — 27 км/ч. Обычно скорость возвращения, а также доля возврата выше у тех птиц, которых завозили по одному и тому же маршруту несколько раз. Например, по данным Кистяковского и Смогоржевского [63] средняя скорость хоминга у ласточек при первом завозе составила 16.5 км/ч, при последующих выпусках (до 4) она уже равнялась 21—24 км/ч.

Как показали многочисленные завозы, птицы способны возвращаться с разных расстояний (см. табл. 31). Рекордсменами сверхдальнего хоминга считаются трубконосые (альбатросы, буревестники, качурки). Так *Diomedea immutabilis*, завезенный с о. Мидуэй в Тихом океане в США (штат Вашингтон) и на Филиппины вернулся домой с расстояния соответственно 5120 и 6400 км. Первое путешествие он проделал за 10 суток, второе за 12 [59]. *Puffinus puffinus*, перевезенные с о. Скокхолм (Англия) в Бостон (США) на расстояние около 5000 км, вернулись к своим гнездам через 12 суток [59]. С увеличением расстояния завоза доля вернувшихся птиц обычно падает. Более детальный анализ возвращаемости птиц с разных расстояний позволил ряду исследователей выделить так называемую «мертвую зону», располагающуюся у некоторых видов (почтовых голубей, *Hirundo rustica*, *Ficedula hypoleuca*) в пределах 50—200 км от цели, из которой птицы возвращаются хуже, чем с более дальних и близких расстояний [27, 63, 407, 495]. Было высказано предположение, что в этой зоне птицы не могут уже осуществлять ближнюю навигацию по знакомым им ориентирам, но еще не имеют возможности использовать механизм дальней навигации, однако последующие опыты на почтовых голубях и деревенских ласточках [433] не подтвердили существование такой зоны [563].

Исследователи хоминга обычно регистрируют (с помощью бинокля), в каком направлении стартуют птицы после выпуска. Это дает важную информацию о способности птиц осуществлять навигацию. Результаты, полученные разными исследователями, часто бывают достаточно противоречивыми. В одних случаях птицы сразу берут правильное направление на «дом», в других это направление случайное или даже противоположное. Ориентацию, при которой птица выбирала при старте неправильное направление, стали называть «нонсенс-ориентация» [459]. Мэтьюз [408], анализируя феномен «нонсенс-ориентации» у *Anas platyrhynchos*, пришел к выводу, что для птиц одной популяции характерно сходство стартовых азимутов. Они значительно отличаются от хоминг-азимута (направления к дому) и всегда постоянны для определенного направления. Стартовая направленность лишь незначительно изменяется под влиянием ландшафтных ориентиров, не является следствием магнитной ориентации и лучше всего проявляется при ясной солнечной погоде. Мэтьюз предполагает, что постоянство «нонсенс-ориентации» осуществляется путем коррекции солнечного азимута в течение дня. В ночные часы эта коррекция осуществляется в противоположном направлении по программе обратного перемещения солнца с запада на восток, которая предполагается у некоторых видов, в частности уток. Другие исследователи, в частности Кистяковский [62], предполагают, что «нонсенс-ориентация» представляет собой компасную ориентацию, характерную для миграционного периода, поскольку ее направленность нередко совпадает с направлением весенней миграции исследуемых видов. По мнению автора, птица в незнакомом ей районе стартует после выпуска в том направлении, которое привело ее весной на место гнездования, т. е. в северном или северо-восточном. Однако другие исследователи с такой трактовкой не согласны, поскольку азимут «нонсенс-ориентации» птиц не всегда совпадает с направленностью миграций [39]. Кроме того, почтовые голуби, которые не совершают миграций, тоже проявляют в некоторых районах «нонсенс-ориентацию» [562]. Возможно, что полет птиц в первые минуты после выпуска отражает определенную стратегию поиска ими определенных факторов, которые позволят сориентироваться и выбрать правильное направление на цель. Опыты с почтовыми голубями нередко показывают, что после старта в «ложном» направлении птицы через некоторое время меняют его на правильное. Вилчко [562] предполагают, что отклонение при старте у почтовых голубей связаны с особенностями местного распределения факторов, которые птицы используют для навигации.

В некоторых опытах с перелетными видами (опыты с почтовыми голубями см. 6.2.2) птицы при старте сразу выбирали правильное направление к дому. Например, Балдачини с коллегами [179] изучали стартовую ориентацию при хоминге у *Riparia riparia* в Северной Италии. Всего с разных расстояний и направлений

от гнездовой колонии были выпущены 396 береговушек. Каждая особь проверялась только один раз. С расстояний менее 10 км птицы возвращались очень хорошо. Стартовые азимуты концентрировались возле направлений на колонию. При выпуске птиц на расстояниях 28—126 км на стартовую ориентацию сильно влияло существование у птиц предпочитаемого компасного направления на запад. С этих расстояний птицы возвращались лучше всего, когда направление к дому совпадало с предпочитаемым компасным направлением. Успешность возвращения варьировала от 22 до 85%. Отмечено стремление птиц лететь в сторону типичных для вида стаций. Предполагается, что правильная стартовая ориентация береговушек с коротких расстояний в первую очередь объясняется знакомством птиц с топографическими ориентирами в пределах 10 км от колонии.

Китон [360] наблюдал за стартом *Riparia riparia* в месте выпуска, расположенном в 143 км от их колонии в штате Нью-Йорк. У 16 птиц из 23 стартовое направление было близким к азимуту «дома». Отклонение от азимута составило в среднем 56° (рис. 36). Предполагается, что в районе выпуска имеет место некоторое искажение градиентов, по которым птицы осуществляют навигацию, поскольку и почтовые голуби здесь показывают сходное отклонение от направления к дому.

Наиболее интересные данные по хомингу *Hirundo rustica* получил Настаси [433] в штате Пенсильвания (США). Он отловил в начале гнездового сезона во время откладки яиц или насиживания 96 птиц (38 самцов и 58 самок) и выпустил их на разном расстоянии (от 16 до 96 км) в четырех основных направлениях от колонии. Наблюдения за стартом птиц с помощью сильного

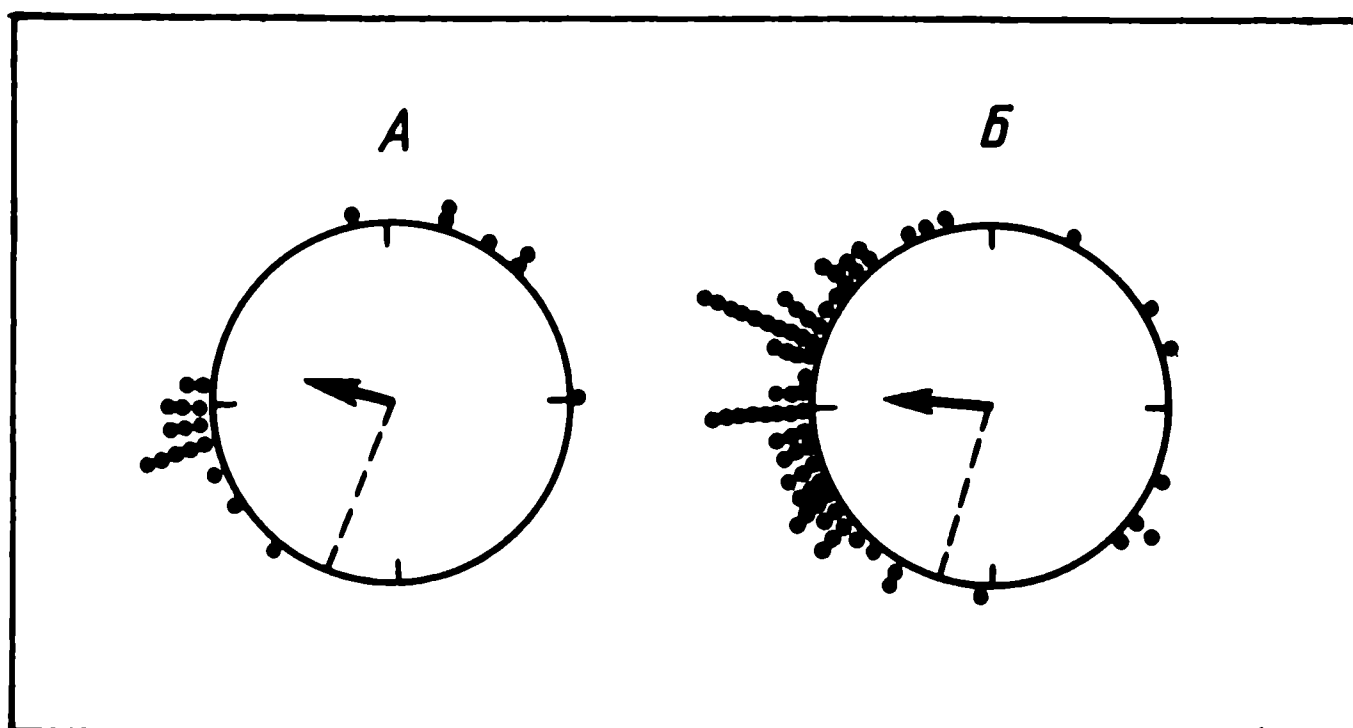


Рис. 36. Отклонение стартовой ориентации у *Riparia riparia* (А) и почтовых голубей (Б) в районе выпуска в 130 км от Итаки, США [360]:

Темные кружки — азимуты исчезновения выпущенных птиц (каждый кружок одна особь), прерывистая линия указывает направление к «дому», стрелка — усредненный азимут стартовых направлений всех птиц (длина стрелки отражает степень дисперсии избираемых направлений: чем короче, тем больше дисперсия)

бинокля показали, что около 60% особей сразу взяли направление на колонию, независимо от того, на каком расстоянии и с какого направления их выпускали. Например, при выпуске с расстояния 16 км направление к дому показало 58% птиц, а с расстояния 96 км — 67%. Не было обнаружено различий в стартовой ориентации к дому у самцов (60%) и самок (59%). Успех возвращения в колонию не зависел ни от расстояния завоза, ни от направления. С расстояний 16—40 км вернулось 58% из 48 птиц, а с 48—96 км — 52% из 48 птиц. Из выпущенных к северу от колонии вернулось 62% особей, к югу — 50%, к востоку — 54%, к западу — 54%. Самцы дали 47% возвратов, самки 60%. Данные Настаси не подтверждают предположения Мэтьюза [407] о существовании «мертвой зоны» в пределах около 50 км от цели, из которой птицы плохо возвращаются. Ласточки возвращались в свою колонию в течение 2 суток, многие из них вернулись в тот же день.

Войтусяк и Ференс [571], изучавшие хоминг *Hirundo rustica* в Польше, обнаружили, что птицы, выпущенные с расстояний до 153 км от колонии, возвращались в тот же день. Скорость возвращения возрастала по мере увеличения дистанции и достигала максимального значения (35 км/ч) при выпуске с расстояний 121—153 км. Эти исследования также показали, что при выпуске ласточки в большинстве случаев сразу же правильно ориентировались в направлении дома.

Изменяется ли успешность хоминга у птиц на протяжении гнездового сезона? Мы уже приводили данные по завозам самок *Ficedula hypoleuca* на разных этапах гнездового цикла (см. 5.1). Взрослые птицы, перевезенные в период откладки яиц, обычно возвращаются обратно, хотя часть птиц меняет место гнездования. Птицы, которых завезли во время насиживания кладки, предпочитают оставаться в районе выпуска, однако некоторые могут и вернуться. Во время выкармливания птенцов перевезенные родители, как правило, возвращаются к гнезду [150]. Хатч [326], исследуя способность к хомингу у *Puffinus tenuirostris* на островах в Карибском море, завез 18 особей (первая партия) на расстояния 209—645 км, когда шло насиживание яиц, 17 особей (вторая партия) перевезли на 194—368 км в период, когда в гнездах уже были птенцы. Из первой партии к своим гнездам вернулось 67% особей, из второй — 41%. Большинство птиц (68%) вернулось в течение 4 суток: 5% особей в первую ночь, 21% — во вторую, 26% — в третью и 16% — в четвертую. Стартовое направление у 10 особей, выпущенных в солнечную погоду в 78 км от побережья Венесуэлы, было близким к направлению на колонию. Не обнаружено достоверных различий в скорости хоминга птиц из первой и второй партий.

Люлеева [76] завозила *Delichon urbica* на протяжении всего гнездового и послегнездового периода на Куршской косе. Взрослые ласточки хорошо возвращались на протяжении всего гнездового периода (табл. 33), только непосредственно перед отлетом (в конце

**Результаты опытов по завозу взрослых *Delichon urbica*
на Куршской косе**

Дата завоза птиц	Период завоза птиц	Дальность (км) и направление завоза	Число завезенных птиц	Доля вер- нувшихся птиц, %
Май	До откладки яиц	50 N	20	40.0
1—10 июня	Инкубационный	50 N	10	70.0
20 июня	Птенцовый	50 N	44	90.0
16 июля	Послегнездовой	20 N	9	100.0
28—31 июля	Перед отлетом	35 SE	25	4.0

июля) их возвращаемость после завоза резко падает. В первых числах августа из перевезенных взрослых птиц вернулись только те особи, у которых были поздние кладки или птенцы. Интересно, что способность к хомингу проявляли не только взрослые птицы, но и подросшие молодые. Так, из выпущенных в Куршском заливе в 20 км к северо-востоку от гнездовой колонии 16 июля 9 взрослых и 5 молодых ласточек через 1—3 ч все особи вернулись. Возможно, что молодые просто последовали за взрослыми, но не исключено, что к этому времени молодые ласточки уже запечатлели родную колонию.

Мы проверяли способность к ближнему хомингу у *Ficedula hypoleuca* разного возраста и происхождения преимущественно в начале гнездового сезона. Главной целью исследования было сравнение способности к хомингу у местных птиц (первогодков и уже размножавшихся птиц) и иммигрантов, которые осели в нашем районе для гнездования. Всего было поймано и перевезено на расстояние от 1 до 80 км 159 самцов, относящихся к 5 группам (табл. 34). Достоверно лучше возвращались взрослые птицы

Таблица 34

**Успешность хоминга у самцов *Ficedula hypoleuca*
разного возраста и происхождения**

Группа птиц	Число пере- везенных птиц	Число и доля (%) птиц		
		вернувшихся	осевших	исчезнувших
1. Местные, ранее гнездившиеся	21 (100.0)	17 (81.0)	2 (9.5)	2 (9.5)
2. Иммигранты, ранее гнездившиеся	31 (100.0)	25 (80.6)	3 (9.7)	3 (9.7)
3. Местные первогодки	26 (100.0)	13 (50.0)	9 (34.6)	4 (15.4)
4. Взрослые иммигранты, впервые появившиеся*	11 (100.0)	5 (45.5)	4 (36.4)	2 (18.1)
5. Иммигранты-первогодки	70 (100.0)	11 (15.7)	32 (45.7)	27 (38.6)
6. Иммигранты-первогодки, имеющие птенцов	21 (100.0)	18 (85.7)	0 (0.0)	3 (14.3)

* — птицы, которые впервые появились в районе исследования.

Таблица 35

Результаты попарного сравнения возвращаемости
самцов *Ficedula hypoleuca* из различных групп

Номер группы	Номер группы			
	2	3	4	5
1	0.11	3.57	2.74	29.28***
2		4.67*	3.35	36.71***
3			0.01	10.13**
4				3.59

Примечание. Значимые результаты отмечены знаком: * — для уровня $0.01 < P < 0.05$, ** — для уровня $0.001 < P < 0.01$, *** — для уровня $P < 0.001$.

(Обозначения групп как в табл. 34). Приведены значения χ^2 для одной степени свободы.

(местные и иммигранты), которые ранее гнездились в районе исследования (табл. 35). Из местных первогодков (группа 3) вернулось 50% особей. Хуже всего возвращались (15.7%) иммигранты-первогодки (группа 5), однако после появления у этих иммигрантов птенцов, они стали возвращаться значительно лучше (группа 6). Среди всех исследованных групп наиболее склонны были оседать в месте выпуска иммигранты-первогодки (45.7%). Птицы возвращались в одинаковой степени как с разных расстояний (табл. 36), так и с разных направлений (табл. 37). Было обнаружено, что для возвращения с малых расстояний (1—2 км) птицам требуется больше времени, чем для возвращения с больших расстояний [132]. Точность возвращения была достаточно

Таблица 36

Успешность возвращения самцов *Ficedula hypoleuca*
с разных расстояний

Расстояние, км	Число перевезенных и доля (%) вернувшихся птиц					
	взрослые*		местные первогодки		иммигранты**	
1.1—2.0	7	(85.7)	2	(50.0)	8	(37.5)
2.1—3.0	6	(83.3)	3	(66.6)	15	(20.0)
3.1—4.0	12	(83.3)	9	(66.7)	29	(17.2)
4.1—5.0	10	(80.0)	6	(50.0)	14	(21.4)
5.1—7.0	2	(100.0)	—		—	
7.1—10.0	2	(100.0)	—		5	(20.0)
10.1—12.0	3	(100.0)	2	(50.0)	—	
18.1—19.0	2	(100.0)	—		—	
25.1—26.0	5	(60.0)	2	(0.0)	10	(10.0)
70.1—80.0	3	(33.3)	2	(0.0)	—	
1.1—80.0	52	(80.8)	26	(50.0)	81	(19.8)

* — соответствует группам 1 и 2, ** — группы 4 и 5 из табл. 34.

Таблица 37

**Успешность возвращения *Ficedula hypoleuca*
в зависимости от направления завоза**

Группа птиц	Число перевезенных и доля (%) вернувшихся птиц			
	к северо-востоку		к юго-западу	
Взрослые	33	(81.8)	19	(78.9)
Местные первогодки	20	(50.0)	6	(50.0)
Иммигранты	51	(19.6)	30	(20.0)

высокой: 59% птиц было поймано в пределах 200 м от места поимки, 39% птиц поймано в той же дуплянке. Те особи, которые осуществляли хоминг, вернулись на следующий год в то же место, где их впервые поймали (табл. 38). Птицы, которые после завоза осели в месте выпуска (в первую очередь иммигранты-первогодки), вернулись на следующий год туда же. Мы пришли к выводу, что в пределах группы местных первогодков имеет место полиморфизм в отношении привязанности птиц к определенной территории. Часть особей стремится непременно вернуться весной на конкретный участок (диаметром около 1 км), другие птицы более склонны к оседанию в новых местах на первом году жизни.

Вилкс [27] приводит данные, что в Латвии с расстояний 2—3 км значительное число мухоловок-пеструшек (56% случаев) не вернулось к гнезду. Расхождения в результатах, полученных нами и Вилкс, вероятно, объясняются тем, что мы экспериментировали с самцами известного возраста и происхождения, а в Латвии завозили преимущественно самок, которые более склонны, чем самцы, бросать свои гнезда, если их сильно беспокоить.

Таблица 38

**Возвращаемость перевезенных *Ficedula hypoleuca*
в последующие годы**

Группа птиц	Число птиц	Доля (%) обнаруженных птиц	
		в месте отлова	в месте выпуска
Взрослые:			
вернувшиеся*	42	31.0	0.0
осевшие**	5	0.0	20.0
Местные первогодки:			
вернувшиеся	13	38.5	0.0
осевшие	9	33.3	11.1
Иммигранты:			
вернувшиеся	16	37.5	0.0
осевшие	36	0.0	8.3

* — птицы, вернувшиеся к месту отлова в год завоза; ** — птицы, осевшие в месте выпуска в год завоза.

В свое время много споров было по поводу того, влияет ли сплошная облачность на способность птиц к хомингу. Это в первую очередь было связано с принципиальной дискуссией относительно того, способны ли птицы к невизуальной ориентации или нет [39, 62]. Еще совсем недавно (в 70-х годах) подавляющее большинство исследователей ставили под сомнение такую способность, и только группа западногерманских исследователей (Меркель, Фромме, Вилчко) продолжали доказывать (с конца 50-х годов) с помощью специальных экспериментов, что у перелетных птиц существует способность к невизуальной ориентации по магнитному полю Земли [418]. Известно, что такую способность птиц ориентироваться по магнитному полю предполагал еще в прошлом веке выдающийся русский ученый Миддендорф, однако только благодаря немецким исследователям это предположение было экспериментально доказано. К настоящему времени не вызывает сомнения, что птицы могут осуществлять хоминг в условиях сплошной облачности не только днем, но и ночью [63, 393]. Польские исследователи провели серию выпусков *Hirundo rustica* из Кракова с расстояний 136—225 км от гнезда [572]. Экспериментальным птицам надевали алюминиевые шлемы, препятствующие восприятию радиоволнового излучения Солнца. Контрольных птиц выпускали в шлемах из плексиглаза или без шлемов. Регистрировали скорость возвращения к гнезду и долю вернувшихся птиц в разных метеоусловиях. Сравнительный анализ не выявил существенных различий в хоминговых способностях у птиц из этих групп; правда, при сплошной облачности контрольные птицы ориентировались несколько лучше, чем экспериментальные. Опыты Кистяковского и Смогоржевского [63] по завозу ласточек и скворцов показали, что многослойная сплошная облачность не мешает им ни в выборе стартового направления к дому, ни в скорости хоминга.

Итак, способность к гнездовому хомингу имеется у многих, если не всех перелетных птиц. Они могут возвращаться непосредственно к гнезду практически с любых расстояний. Способность к хомингу у них сохраняется на протяжении всего гнездового сезона, хотя степень мотивации к возвращению может быть разной в начале и конце сезона. Птицы могут возвращаться достаточно успешно не только в ясную погоду, но и при сплошной облачности. В ряде случаев установлено, что перелетные птицы способны выбирать правильное направление к дому еще при старте. Это свидетельствует о том, что к моменту выпуска птицы уже имеют представление, куда их сместили относительно дома.

6.2. Способность к гнездовому хомингу у оседлых птиц

Исследований, посвященных изучению хоминговых способностей у оседлых птиц, за исключением почтовых голубей, проведено очень мало, поскольку, вероятно, многие орнитологи априорно считают, что они таковыми способностями не обладают.

6.2.1. Хоминговые способности диких птиц

Келацци с коллегами [239] анализировал способность к хомингу у диких *Columba livia*, принадлежащих городской популяции. Из 359 голубей, отловленных в центре Флоренции и выпущенных на расстоянии 5.5—108 км от места поимки, только 12% птиц выбрали при старте правильное направление к дому. В большинстве случаев стартовая направленность сильно варьировала и не соответствовала хоминг-азимуту. Авторы предположили, что худшие способности к хомингу у диких голубей, по сравнению с почтовыми, обусловлены в значительной степени меньшей силой мотивации у них к возвращению домой.

Проверка способности к хомингу у *Passer domesticus* Кистяковским и Смогоржевским [63] показала, что возвращаемость птиц с расстоянием заметно уменьшается: с 3.5 км вернулось 85% особей, с 5 км — 47%, с 12 км — 32%, с 15 км — 27% и с 18 км — 14% особей. Уменьшалась с расстоянием и скорость возвращения: с 1—5 км — 0.6 км/ч, с 5—10 км — 0.7 км/ч, с 10—15 км — 0.5 км/ч, с 15—20 км — 0.3 км/ч и с 20—25 км — 0.2 км/ч.

Нолен с коллегами [441] изучал способность к гнездовому хомингу у 11 *Junco hyemalis*, принадлежащих к оседлой популяции в штате Виргиния (США). Пойманных у гнезд в начале насиживания самцов выпустили на расстоянии 55—563 км в различных направлениях от места гнездования. Вернулись 6 (55%) птиц. Скорость хоминга варьировала в пределах 13—25 км/сут и линейно зависела от расстояния завоза.

Хансен [321] провел эксперимент по перемещению *Parus major* из оседлой популяции в Дании. Результаты опыта показали, что большинство перемещенных птиц вернулось к месту поимки с расстояний менее 5 км; из завезенных на большие дистанции вернулись только единичные особи.

Мы проверили способность к ближнему хомингу в частично оседлой популяции *Parus major* на Куршской косе. Были перевезены от гнезд с птенцами 11 самцов на расстояние от 2 до 20 км. Успешно вернулись к своим гнездам в тот же день 10 (91%) особей. Не отмечено различий в успешности к хомингу у птиц, завезенных на 2, 3, 4 и 8 км от гнезда. Из 3 птиц, завезенных на 20 км, вернулись 2 особи.

Исходя из приведенных выше данных можно предположить, что у диких оседлых птиц способность к хомингу имеется, но она не так совершенна, как у перелетных видов. Оседлые птицы хуже возвращаются с больших расстояний, однако потенциально они обладают такой способностью, если судить по почтовым голубям.

6.2.2. Хоминговые способности почтовых голубей

Почтовые голуби являются излюбленными объектами для многих исследователей, пытающихся выяснить механизм навигации у

птиц. В первую очередь это связано с тем, что с почтовыми голубями значительно удобнее работать, чем с дикими птицами. Их можно выращивать для экспериментов в достаточном количестве и в любых заданных условиях. Они обладают выраженной склонностью к возвращению домой, удобны для визуальных наблюдений и радиопрослеживания. Скорость возвращения голубей обычно высокая — 70—80 км/ч. Наиболее скоростные особи могут пролететь за день до 1000 км [64]. Не удивительно, что прогресс в изучении навигационных способностей птиц в настоящее время обязан в первую очередь работам, сделанным на почтовых голубях. Что на сегодняшний день известно о хоминге голубей? Рассмотрим только самые важные моменты.

В 1953 г. английский исследователь Мэтьюз [405] высказал предположение, что голуби могут использовать Солнце не только для определения компасного направления, но и для навигации, т. е. определения направления к цели. Согласно его гипотезе птица, перевезенная на расстояние более 100 км от дома, способна установить, сместили ее к югу или северу, по видимому положению Солнца на его дугообразном пути (экстраполируя при этом положение его в полдень), измеряя полуденную высоту Солнца в месте выпуска и сравнивая ее с таковой в районе дома, которую она должна помнить. Чтобы определить, сместили ли ее к западу или к востоку, птица должна выяснить местное солнечное время по точке восхода Солнца и сопоставить его с показаниями своих внутренних часов, настроенных «дома». Однако последующие эксперименты с голубями, у которых путем изменения режима света и темноты были «сдвинуты» их биологические часы, не подтвердили гипотезу Мэтьюза [358]. В результате этих экспериментов было установлено, что Солнце голуби используют только для определения компасного направления. Положение же свое относительно дома птицы определяют другим путем, предположительно по некой «навигационной карте», которую они запечатлевают в ювенильном возрасте (см. 5.7). Гипотеза «карты и компаса» была выдвинута еще Крамером [377], который первым доказал, что перелетные птицы способны осуществлять ориентацию относительно сторон света, используя Солнце. Согласно этой гипотезе, птицы, попавшие в новое место, ведут себя аналогично человеку, который пользуется картой и компасом, чтобы выбрать правильное направление к дому. Сначала они по «карте» выясняют свое положение относительно «дома», а затем используют солнечный компас, чтобы найти выбранное по ней направление. Интересно, что солнечным компасом, как показали опыты Китона [64], голуби пользуются, даже будучи выпущенными менее чем в 1.5 км от дома, окрестности которого они прекрасно знали, поскольку ежедневно летали в пределах этого района. Китон считает, что только вид собственной голубятни имеет для них большее значение, чем показания навигационной карты. Даже ближайшие постройки и деревья, по его мнению, не являются для них важными ориентирами. Малое

значение ландшафтных ориентиров для нахождения дома голубями подтверждают опыты Шмидт-Кёнига и Шлихте [497], когда на глазах птиц укрепляли матовые контактные линзы, не позволяющие им видеть какие-либо объекты, находящиеся дальше 6 м. Голуби с такими линзами были выпущены на расстоянии около 130 км от голубятни. Сразу после выпуска они взяли правильное направление на свой «дом» и через несколько часов были зарегистрированы около голубятни. Китон, наблюдавший за возвращением этих голубей, описывает это удивительное зрелище так: птицы появлялись на очень большой высоте и опускались на поле в окрестностях голубятни, не видя ее, они сидели и ждали, пока их подберут и перенесут последние десятки метров [64]. Следующий эксперимент, проведенный этими исследователями на голубях с контактными линзами, показал, что они тоже могут использовать Солнце в качестве компаса, как и контрольные (без линз) птицы [64]. Через матовую линзу голуби видели Солнце как яркое пятно. Если перед этим экспериментом птицам «смещали внутренние часы», то при старте они отклонялись на соответствующий угол, в отличие от контрольных птиц, которые стартовали в правильном направлении к дому. Хоминговый же успех был тем не менее одинаковым в обеих группах: вернулось 20% особей из контрольных и 25% из экспериментальных птиц.

Опыты Вилчко [559] подтверждают, что Солнце используется голубями только для нахождения компасного направления и поддержания выбранного направления в полете. Согласно их данным, солнечная ориентация у голубей не является полностью врожденной системой, так как для ее развития необходимо, чтобы птицы имели возможность совершать тренировочные полеты. При обучении ориентации по Солнцу птицы должны наблюдать его на протяжении всего дня, а не короткое время, как предполагалось раньше [407]. Вилчко [561] выдвинули предположение, что солнечный компас калибруется (настраивается) по магнитному компасу, который является врожденным. В течение первых месяцев навигационная система голубей претерпевает большие изменения: врожденный механизм возвращения к дому с помощью магнитного компаса, когда птицы при перемещении в новый район интегрируют весь путь, а затем после выпуска осуществляют «реверсию курса», замещается на более сложный механизм, включающий солнечный компас и «навигационную карту». Такой сложный мультифакторный механизм, который не может быть врожденным из-за локальной изменчивости факторов среды, должен формироваться постепенно.

На тот факт, что почтовые голуби способны возвращаться домой в условиях сплошной облачности, исследователи обратили внимание давно, но долгое время не могли получить убедительных доказательств использования птицами при хоминге невизуальных факторов. Первыми, кто получил достоверные доказательства использования голубями для определения компасного направле-

ния магнитного поля Земли, были американские исследователи во главе с Китон [359]. Сперва экспериментировали с голубями, которым прикрепляли магнитные пластины для искажения окружающего магнитного поля. Затем вместо пластин Уолкот и Грин [547] укрепили на голове голубя маленькое кольцо Гельмгольца наподобие колпачка, такое же кольцо одели на шею птице. Источником энергии служила батарейка, прикрепленная к спине голубя. Это устройство позволяло создавать относительно однородное магнитное поле в области головы птицы и менять его направление на противоположное. Исследователи установили, что в солнечную погоду направление магнитного поля, создаваемого вокруг головы птицы, не влияло на способность ее ориентироваться, но в условиях сплошной облачности изменение направления магнитного поля приводило к смене направления полета голубя на противоположное (рис. 37). В дальнейшем было показано, что голуби обладают высокой чувствительностью к изменению магнитного поля. В опытах, длившихся 3 года, Китон с коллегами [64] установил, что отклонения земного магнитного поля от нормы менее чем на 10^{-3} Гс., вызванное солнечными вспышками и пятнами, оказывают влияние на выбор голубями направления при старте. Сэмм и Демайн [504] обнаружили, что магниточувствительные нейроны, реагирующие на изменение магнитного поля, располагаются у голубей в базальном зрительном тракте. До этого «магнетит» находили только в области между носовыми полостями и глазами, в оболочках вокруг обонятельного нерва [184].

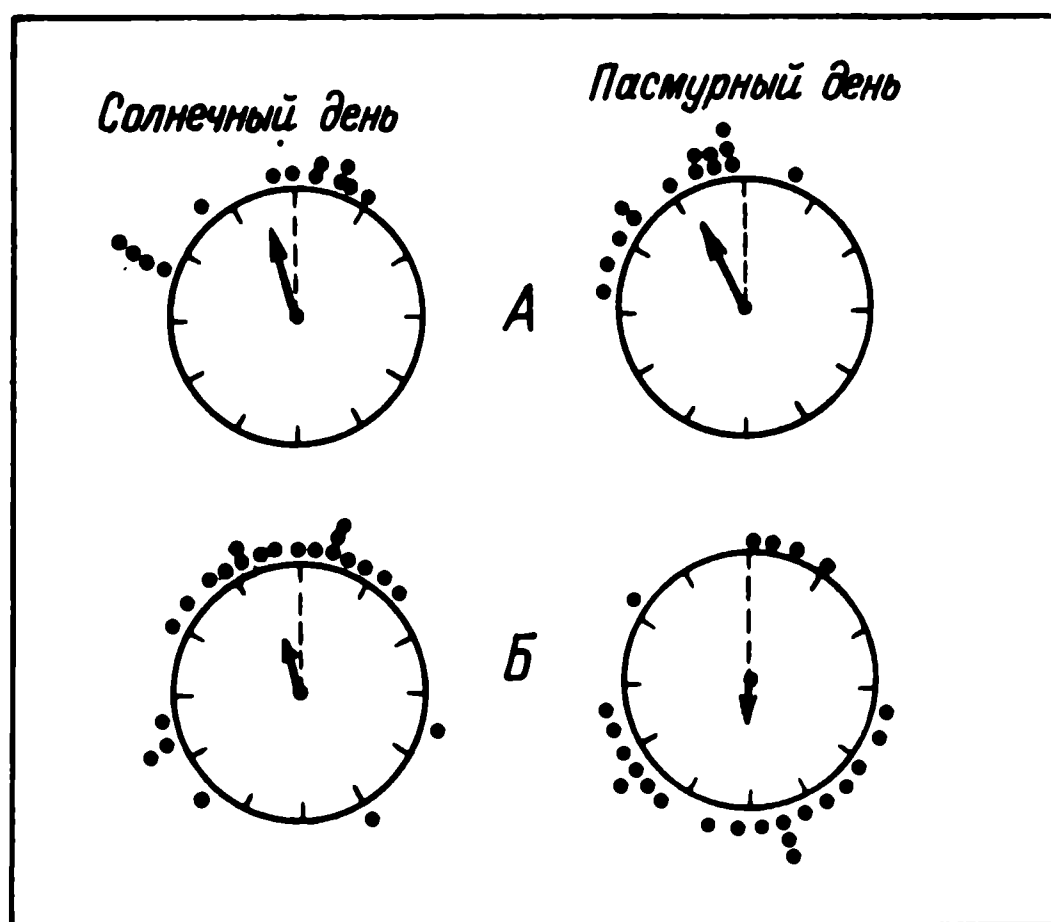


Рис. 37 Стартовая ориентация почтовых голубей при изменении направления индуцированного магнитного поля в солнечные и пасмурные дни [547]: А — ток в спиралях вокруг головы птицы тек против часовой стрелки; Б — по часовой стрелке. Остальные обозначения как на рис. 36

Вилчко [562] обнаружили, что молодые голуби, которые еще не совершали тренировочных полетов вокруг голубятни, способны возвращаться домой после завоза только в том случае, если имели возможность во время перевозки получать информацию о геомагнитном поле. В том случае, если их перевозили в измененном магнитном поле, то после выпуска у них наблюдалась дезориентация. Авторы предположили, что молодые нетренированные голуби используют врожденный механизм поиска дома по магнитному компасу, однако, если перевозили при нарушенном магнитном поле птиц, которые уже имели опыт тренировочных полетов, то они выбирали правильное направление к дому. Вилчко пришли к выводу, что опытные голуби переходят к использованию «навигационной карты», устанавливая направление к дому по каким-то физическим параметрам в точке выпуска, чего не могут делать необученные птицы. Предполагается, что для навигации птицы используют вертикальную составляющую магнитного поля Земли и изолинии сил гравитации, которые сходятся к магнитному и географическому поясам, удаленным друг от друга примерно на 2000 км [496, 563]. В результате образуется координатная сетка, которую птицы могут использовать при определении своего географического положения (см. 5.7). Однако в настоящее время способность птиц измерять различия в силе земного притяжения и магнетизма остается недоказанной, пока доказана только способность птиц ориентироваться по магнитному полю Земли, при этом они ориентируются не по его полюсам, а по направлению склонения [563]. Установлено, что магнитная ориентация у перелетных птиц и голубей проявляется в онтогенезе достаточно рано и независимо от астрономической ориентации.

Однако некоторые исследователи, в первую очередь Папи с коллегами [451] и Вальраф [551], считают, что основной информацией для навигации голубей и других птиц являются запахи. Находясь в голубятне, птицы, по их мнению, связывают приносимые ветром запахи с разных расстояний с его направлением и составляют таким образом «ольфакторную карту» местности как вокруг голубятни, так и на значительном (на сотни километров) удалении от нее. Будучи завезенными в новый район, они анализируют запахи в месте выпуска и определяют направление к дому. Запечатление «ольфакторной карты» может быть заблокировано или искажено, если голубятню защитить от ветров специальными экранами. В таких случаях голуби не могут выбрать при старте правильного направления к дому и плохо возвращаются впоследствии. Эти исследователи считают, что дополнительно у голубей можно развить способность ориентироваться по ландшафту, магнитному полю Земли и др.

Несмотря на определенные доказательства способности голубей ориентироваться по запахам, большинство исследователей ставит под сомнение предположение о том, что ольфакторный фактор является главным фактором для навигации птиц. Высказыва-

ется мнение, что турбулентность и непостоянство перемещения запахов должны существенно ограничивать возможность использования их для навигации. Даже постоянно действующие ольфакторные показатели не обладают достаточными градиентами, чтобы можно было их воспринимать на расстояниях в сотни километров. Кратковременные же источники запаха с сильными градиентами варьируют во времени и пространстве и не представляют стабильной информации [185]. Джеймс [349] провел наблюдения и эксперименты по выяснению способности буревестников *Puffinus puffinus* находить свои норы в гнездовой период. Он обнаружил, что, несмотря на подлет к суше против ветра, движение птиц к гнезду после посадки осуществляется по случайным азимутам, что свидетельствует, по его мнению, против использования птицами обоняния для нахождения своих гнезд. Обнаружение гнезда затруднялось только при нарушении видимой микроландшафтной обстановки вокруг норы, т. е. в поиске гнезда участвует зрение. По данным Фишера [281] *Diomedea immutabilis* находили место прежнего гнездования даже тогда, когда весь песок, камни и растительность были перемешаны по всей колонии. Вилчко [567] приходит к выводу, что использование запахов голубями в Италии для навигации является специфичным и не характерно для птиц, выращенных в других странах. Запахи могут выступать только в качестве дополнительного, но не основного фактора для навигации птиц.

В свое время была выдвинута гипотеза инерциальной навигации, согласно которой птица при перемещении способна воспринимать и регистрировать все угловые ускорения, а затем после выпуска летит обратно тем же маршрутом [по: 550]. Однако опыты, когда голубей перевозили на крутящихся подставках (барбанах) или в состоянии глубокого наркоза, не подтвердили эту гипотезу: птицы после этого правильно выбирали направление к дому.

Таким образом, почтовые голуби, несмотря на свою «оседлость» обладают совершенной системой навигации, включающей в себя несколько механизмов, которая претерпевает существенные изменения в процессе становления. Молодые птицы, не имевшие полетного опыта, используют для навигации врожденный механизм «реверсии курса», основанный на магнитной информации. С появлением полетного опыта птицы переходят на использование «навигационной карты» и солнечного компаса, который, вероятно, настраивается в процессе обучения по врожденному магнитному компасу.

6.3. Зимний хоминг птиц

Имеются работы, в которых показано, что способность перелетных птиц к хомингу зимой выражена не в меньшей степени,

чем в гнездовой период. Так, Ральф и Мевалдт [471] осуществили серию завозов *Zonotrichia leucophrys*, *Z. atricapilla*, зимующих в Калифорнии. 418 взрослых и 487 молодых птиц отловили на зимних участках и перевезли на расстояния от 5 до 160 км. Результаты контрольных отловов показали, что лучше всего (28%) возвращались взрослые птицы, перевезенные в ноябре и декабре. Завезенные же в январе и феврале хорошо возвращались только с коротких расстояний. Авторы предположили, что в эти зимние месяцы птицы просто не рискуют отправиться на поиски своего «дома» с больших расстояний. Перевезенные в марте вообще не пытались вернуться. Первогодки в целом возвращались значительно хуже (5% против 24%) взрослых птиц. Птицы, завезенные на средние дистанции (60—100 км), возвращались хуже, чем с более коротких или более дальних расстояний. Наибольшую скорость хоминга показали две особи (40 км/день) с расстояния 160 км.

Бенвенути и Иоале [188] проверяли способность к зимнему хомингу у *Erithacus rubecula*, *Sylvia atricapilla*, *Prunella modularis*, *Troglodytes troglodytes*, *Aegithalos caudatus*, зимующих в Италии возле Пизы. Всего было перевезено и выпущено 390 особей на расстояние 5, 8 и 16 км. Из 174 перевезенных зарянок вернулось с 5 км — 16% особей, с 8 км — 20% и с 16 км — 12%. В среднем птицы были обнаружены в течение 29 суток с момента их выпуска на расстоянии 5 км, 18 суток — 8 км и 16 суток — 16 км. Взрослые зарянки лучше возвращались, чем молодые, причем птицы, перевезенные в октябре—ноябре, возвращались лучше (19%), чем перевезенные в зимние месяцы (7%). Лесные завирушки возвращались успешнее зарянок: 62% особей с 5 км и 50% — с 8 км. Славки-черноголовки возвращались плохо: с 5 км — 5% особей, с 8 км — 6%. Из 47 перевезенных опполовников ни одна птица не вернулась ни с 5, ни с 8 км. Из 69 крапивников с 5 км вернулось 8%, а с 8 км — 3%. *S. atricapilla*, *T. troglodytes* и *A. caudatus*, в районе исследования не совершают миграций, поэтому, видимо, перевезенные птицы были резидентами. *E. rubecula* и *P. modularis* — перелетные виды, которые прилетают в район исследования зимовать. Авторы пришли к выводу, что разная успешность хоминга у этих 5 видов связана со степенью их оседлости. Они предположили, что при хоминге птицы вряд ли используют ландшафтные ориентиры, поскольку они (в первую очередь, зарянки и завирушки) держатся всю зиму на очень ограниченной территории, которую занимают сразу после прилета. В другой серии опытов эти же исследователи проверяли зимний хоминг у *Turdus merula*, *Sylvia melanocephala*, *Regulus regulus*, *Parus major*, *P. caeruleus* [188]. Наилучшую способность к хомингу показали черные дрозды, наиболее слабую — синицы.

Винкель [569] в ФРГ перевез в феврале 194 *Parus major* и 45 *P. caeruleus* на расстояние от 6 до 24 км. Он обнаружил, что взрослые птицы (59% особей у большой синицы и 13% у лазо-

ревки) возвращались лучше, чем молодые (соответственно 36 и 5%).

Кнопф [370] в штате Оклахома (США) отловил в январе 24 *Carduelis pinus* и выпустил на расстоянии от 0.5 до 10 км: 12 птиц выпущены по отдельности и 12 — в стайках по 3 особи. Птицы, выпущенные в 0.5 км от места отлова, вернулись туда спустя 30 мин, остальные через разное количество времени (в среднем через 8 суток для выпущенных поодиночке и 7 суток для выпущенных стаями). С расстояний до 2 км одиночные птицы возвращались быстрее, чем стайные, а свыше 2 км — в равной степени.

Таким образом, способность к зимнему хомингу так же, как и к гнездовому, лучше всего выражена у перелетных птиц. Оседлые птицы хуже возвращаются с больших расстояний. Взрослые птицы возвращаются лучше молодых, особенно в начале зимовки, что, скорее всего, объясняется тем, что в начале зимы еще не все молодые птицы установили связь с территорией (см. 5.4). При зимнем хоминге птицы, вероятно, используют те же механизмы навигации, что и при гнездовом хоминге.

6.4. Ориентация и навигация птиц во время миграции

Во время миграции птицы преодолевают огромные расстояния, чтобы попасть в район зимовки или гнездования, часто расположенные в другом полушарии. Как птицам удастся в сложнейших условиях, ночью, нередко при полной облачности и сильном ветре, который постоянно сносит с курса, находить правильную дорогу, трудно представить. Тем не менее они успешно осуществляют ориентацию и навигацию и точно выходят в нужный им район. Долгое время было полной загадкой, как находят дорогу на зимовку молодые птицы, которые еще ни разу там не были. Вначале предполагали, что молодые в первую свою осень летят вместе со взрослыми птицами, которые указывают им путь. В качестве примера «семейных» перелетов обычно приводили стаи лебедей, аистов, журавлей, состоящие преимущественно из родителей и их потомков, которые действительно держатся вместе не только во время осенней миграции, но и на зимовке. Потребовались специальные эксперименты по задержанию молодых птиц в районе рождения, чтобы доказать, что молодые способны самостоятельно находить правильную дорогу в район зимовки. Такие опыты с *Ciconia ciconia* провел Щюц [499] в Германии. Он отловил молодых аистов из восточной популяции, в которой птицы летят зимовать в Африку юго-восточным путем, огибая Средиземное море с востока, и выпустил их (после того, как улетели взрослые птицы), в западной части Германии, откуда аисты летят на юго-запад до Гибралтара, а затем на африканский континент. Как показали находки перевезенных аистов в тот же год, они полетели своим юго-восточным путем, руководствуясь врожденной программой, а не примером взрослых птиц.

Позже Пердек в конце 50-х годов перевез около 15000 *Sturnus vulgaris* во время осенней миграции из Голландии в Швейцарию и Испанию [457, 458]. В первом эксперименте он выпустил в трех местах Швейцарии (в 750 км к юго-юго-востоку от места поимки) 11000 скворцов. В тот же год было получено 354 возврата, 131 из них с расстояний более 50 км от места выпуска (рис. 38). Эти находки показали, что молодые птицы, которые впервые совершали миграцию, продолжали после выпуска лететь в стандартном для европейских популяций скворцов направлении — на запад и юго-запад. В результате они зазимовали в необычном для них районе (в южной Франции и Испании). Возвраты в последующие годы показали, что птицы вернулись сюда же зимовать и в дальнейшем. Взрослые же скворцы после выпуска в Швейцарии показали двойное распределение: одна группа продолжала лететь, как и молодые птицы, но другая дала возвраты из характерных для них районов зимовки (Англии и Северной Франции). Еще одна группа (19 находок) дала возвраты в тот же сезон из района, откуда их увезли, т. е. с трассы осенней миграции. В следующем эксперименте 3600 скворцов, отловленных осенью в Голландии, перевезли в Барселону (Испания). Как и в предыдущем опыте, молодые птицы продолжали мигрировать в стандартном юго-западном направлении, а взрослые сместились в сторону прежней зимовки в Англии. На основании всех этих экспериментов Пердек пришел к выводу, что молодые скворцы и зяблики (с которыми были проведены сходные опыты) во время первой осенней миграции придержи-

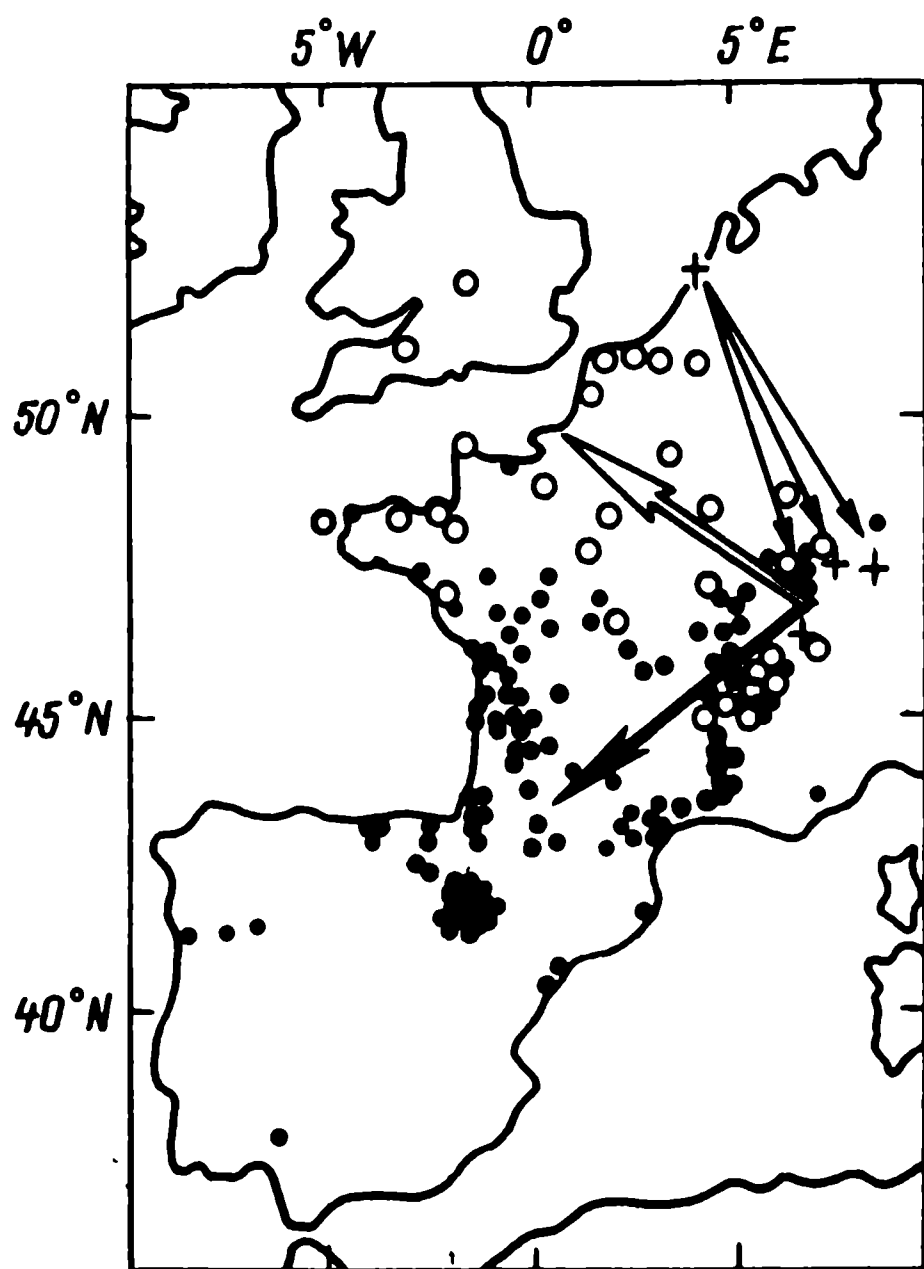


Рис. 38. Результаты эксперимента по завозу молодых и взрослых *Sturnus vulgaris* с трассы осенней миграции (Голландия) в Швейцарию [457]

Светлые кружки — места находок взрослых птиц, темные — места находок молодых птиц; тонкие стрелки указывают направления завоза птиц, толстые — среднее направление перемещения взрослых (светлая) и молодых (темная) птиц после выпуска; знак (+) — место выпуска птиц

ются юго-западного направления согласно некой врожденной программе, в то время как взрослые птицы осуществляют навигацию к цели, т. е. месту, где они ранее зимовали.

Интересно было выяснить, как поведут себя первогодки, если их сместить с весенней трассы миграции. Исходя из фактов раннего запечатления птицами района будущего гнездования (см. 5.2) первогодки, как и взрослые, должны осуществлять уже навигацию, а не компасную ориентацию в стандартном направлении весенней миграции. Пердек [459] провел такой эксперимент со *Sturnus vulgaris*. Около 3000 первогодков, пойманных в Нидерландах в феврале и марте, он выпустил в Швейцарии. В тот же год часть птиц была обнаружена в районе, где они обычно гнездятся, однако другая часть птиц осталась гнездиться в районе выпуска, причем некоторые из них вернулись сюда для гнездования и в последующие годы. Это говорит о том, что в некоторых случаях первичная информация о гнездовом районе может быть «перебита» другой более поздней информацией о новом месте гнездования. В целом же эксперимент подтвердил, что при первой весенней миграции молодые птицы осуществляют навигацию к точно установленной цели (см. 5.6).

Что же из себя представляет врожденная программа, которая обеспечивает попадание молодой птицы во время осенней миграции в район зимовки? Выдвигались разные предположения. Некоторые высказывали мнение, что птицы летят в генетически заданном направлении, пока не израсходуют всю энергию, «выделенную» на миграцию — гипотеза биоэнергетической регуляции продолжительности миграции была предложена Хелмсом [332] и поддержана Дольником [38]. Другие исследователи предполагали, что для своевременного окончания миграции птицы руководствуются изменением соотношения длины дня и ночи и биологическими часами [365], однако эти предположения не были в дальнейшем подтверждены экспериментально [123, 310]. В настоящее время наиболее доказанной является гипотеза «эндогенного временного контроля продолжительности миграции», предложенная западно-германскими исследователями Гвиннером и Бертольдом [201, 309]. Согласно этой гипотезе продолжительность миграции у птиц задана генетически, т. е. птица при первой миграции летит строго определенное время в стандартном для вида направлении, в результате чего попадает примерно в тот район, где находится зимовка этого вида. Кажется невероятным, что таким способом можно попасть, например, из Сибири в небольшую область зимовки в Африке; тем не менее это пока единственный из способов, который имеет экспериментальное подтверждение. То, что перелетные птицы не имеют врожденного знания о местоположении района зимовки, доказано экспериментами по завозу молодых птиц в новые районы (см. опыты Пердека и раздел 5.4). В многочисленных экспериментах по проверке длительности миграционного беспокойства в клеточных условиях у выращенных в неволе птиц разных

видов и популяций западногерманскими исследователями были получены достоверные доказательства, что миграционная активность (в первую очередь ее продолжительность) врожденна и специфична для каждого вида и даже популяций [199].

Бибих [208] в опытах по гибридизации мигрирующих и оседлых *Erithacus rubecula* в неволе показал, что в группе потомков от родителей-мигрантов было больше особей с миграционной активностью (89%), чем у потомков оседлых птиц (53%). Сходные данные были получены по *Sylvia atricapilla* [200]. Эти данные свидетельствуют о том, что даже явление частичной миграции в популяции, когда одни особи проявляют миграционную активность, а другие ведут оседлый образ жизни, контролируется генетически. Немецкие исследователи провели селективные опыты (6 поколений), которые доказали, что популяция *S. atricapilla* из южной Франции, состоящая из мигрирующих (3/4) и оседлых (1/4) особей, за 3 поколения может превратиться в полностью перелетную, а за 4—6 поколений — в оседлую [204]. Высокая наследуемость признака подтверждает важную и быть может ведущую роль генетического фактора в контроле частичной миграции. В случае быстрых изменений в условиях обитания высокий эволюционный потенциал таких популяций может реализоваться и привести к ускоренной микроэволюции поведения. Если подтвердиться прогноз метеорологов (повышение температуры в результате парникового эффекта), облигатные частичные мигранты, считают авторы, превратятся в оседлых.

Сравнивая продолжительность миграционного состояния в лабораторных условиях у молодых и взрослых *Fringilla coelebs* и *Carpodacus erythrinus* мы обнаружили, что у молодых особей снижение массы тела, жировых запасов и миграционной активности происходит в строго определенные сроки, когда заканчивается миграция у этих видов в природе (рис. 39). В то же время у взрослых особей окончание миграционного состояния в неволе пролонгируется (примерно на 10—14 суток), по сравнению с молодыми птицами. Мы пришли к выводу, что это связано с тем, что у молодых птиц первое миграционное состояние контролируется главным образом врожденной эндогенной программой, согласно которой продолжительность миграции составляет определенное число суток и не зависит или слабо зависит от воздействия внешних факторов. У взрослых же птиц продолжительность миграции в первую очередь зависит от того, достигли ли они знакомой им территории зимовки или нет. В результате этого задержанные на трассе птицы не могут получить информацию о достижении ими зимовки и поэтому пролонгируют свое миграционное беспокойство, но, вероятно, в определенных пределах, поскольку через 10—14 суток оно все равно заканчивается, уже, видимо, по эндогенному сигналу [123].

Весной же у взрослых зябликов и первогодков, задержанных на трассе миграции, миграционное состояние в неволе пролонги-

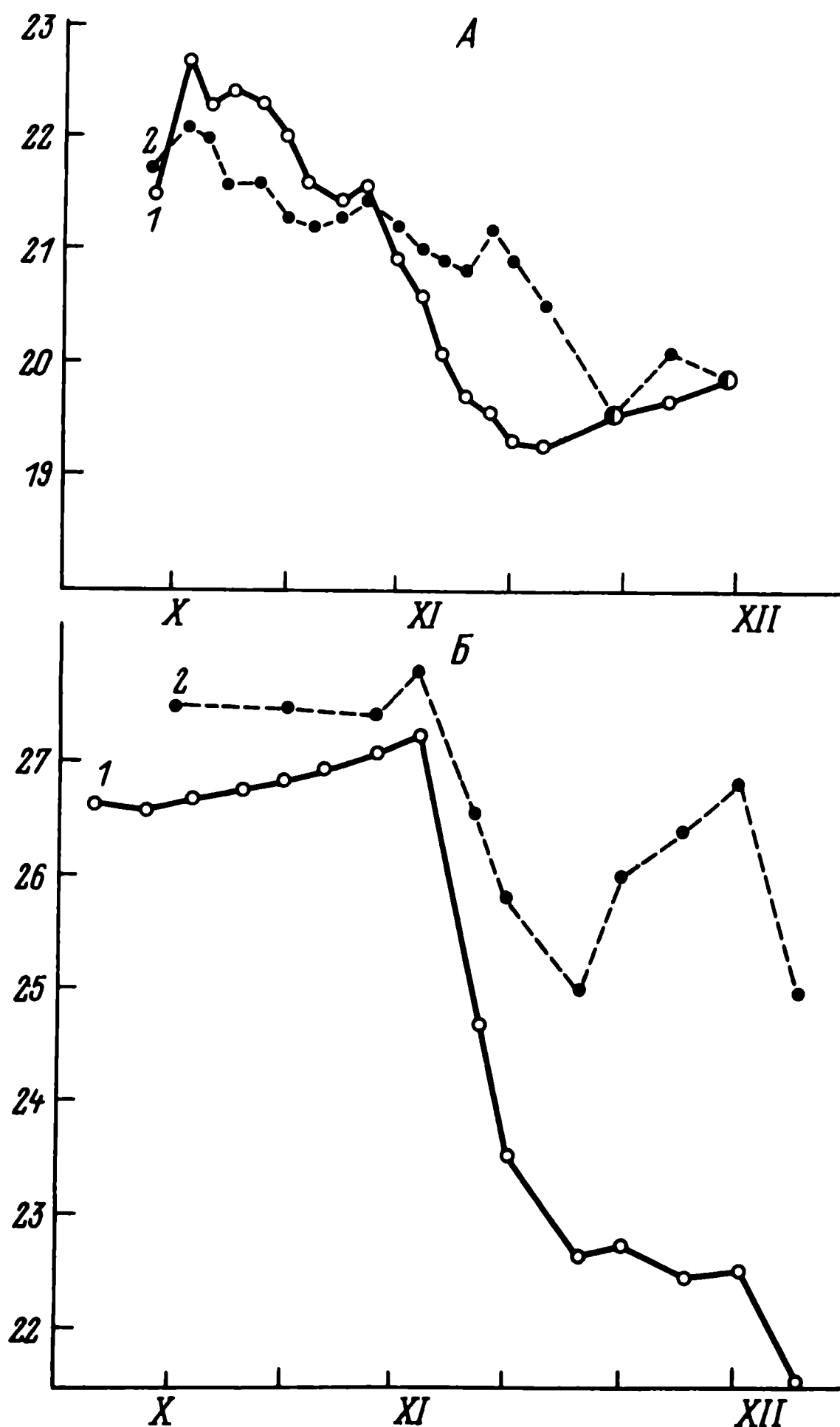


Рис. 39. Окончание миграционного состояния у молодых (1) и взрослых (2) *Fringilla coelebs* (А) и *Carpodacus erythrinus* (Б), задержанных во время миграции на Куршской косе

На оси абсцисс — календарь, на оси ординат — средняя масса птиц,

руется в одинаковой степени [124], однако, если проверять продолжительность миграционного состояния в клетках у местных птиц непосредственно в районе их гнездования, как это сделали Виноградова и Шумаков [29], то пролонгации его не наблюдается.

Кеттерсон и Нолен [363], регистрируя осенью интенсивность ночной миграционной активности и жиротложения в трех группах *Junco hyemalis* в пределах зимовочного ареала (штат Индиана, США), обнаружили, что у птиц, которые уже здесь зимовали

в прошлые годы, жиротложение и миграционная активность были достоверно ниже, чем в других двух группах, куда входили птицы, доставленные из района гнездования в Канаде. В весенних же опытах по этим показателям у всех птиц из трех групп не было обнаружено различий. Авторы пришли к выводу, что нахождение птиц перед началом осенней миграции в знакомом им районе зимовки может подавлять развитие миграционного состояния у них.

Позже эти авторы [514] провели эксперименты по выявлению факторов, определяющих время окончания весенней миграции у ранее размножавшихся *Passerina cyanea*. Для этого в районе размножения (на востоке США) были отловлены 46 старых самцов, из них 22 на индивидуальных гнездовых территориях. До послебрачной линьки все отловленные птицы находились в районе размножения, в открытой вольере. После завершения линьки птицы были помещены в закрытый авиарий с изменяющимся фотопериодом, который соответствовал фотопериоду на осенней трассе миграции, а затем району зимовки. После окончания предбрачной линьки в начале весеннего миграционного состояния птицы, пойманные на известных гнездовых территориях, были разделены на экспериментальную и контрольную группы по 11 особей в каждой. Каждую птицу из экспериментальной группы выпустили на своей гнездовой территории, а все птицы из контрольной группы были перевезены ночью и выпущены в 1000 км к югу от места размножения. 24 птицы, информация о местоположении гнездовых территорий которых во время поимки была неизвестна, во время начала весенней миграции были помещены в отдельные клетки с автоматической регистрацией активности. Клетки находились в помещении с естественным фотопериодом, откуда птицы не могли видеть местность. Наблюдения на гнездовых территориях выпущенных птиц на протяжении весенней миграции и периода размножения показали, что 4 (36%) особи из экспериментальной группы остались на своих территориях с момента выпуска до обычных сроков гнездования, а из контрольной группы через определенное время были обнаружены 5 (45%) особей. Судьба остальных птиц неизвестна. Предполагается, что они либо погибли, либо переместились на соседние неконтролируемые территории.

Почти все птицы, содержащиеся весной в районе размножения в клетках, проявляли типичное для данного вида ночное миграционное беспокойство. Результаты этих экспериментов, по мнению авторов, позволяют предполагать, что по крайней мере для старых птиц определенная информация о гнездовой территории, которую они запечатлели ранее, при контроле развития и окончания весеннего миграционного состояния имеет первостепенное значение. Если птицы получают эту информацию в начале весенней миграции, то эндогенные или фотопериодические механизмы весенней миграции полностью блокируются. В других опытах этих авторов показано [по: 514], что именно наличие информации с гнездовых территорий, а не плохие погодные условия или низкие

жировые резервы птиц из экспериментальной группы, было главной причиной того, что эти птицы остались на своих территориях. Птицы из контрольной группы совершили настоящую весеннюю миграцию, а не просто вернулись домой после их пространственного смещения после поимки.

В последнее время появились факты, свидетельствующие о том, что генетически запрограммирована не только общая продолжительность миграции у птиц, но и ее стратегия на разных участках трассы. Так, Гвиннер и Бертольд [203] обнаружили, что у некоторых дальних мигрантов (в частности, у представителей *Sylvia* и *Acrocephalus*) наиболее интенсивная, ночная активность осенью проявляется в клеточных условиях в то время, когда их свободные сородичи пересекают Средиземное море и Сахару на максимальной скорости. Затем миграционное беспокойство у птиц в клетках постепенно снижается, как раз тогда, когда птицы на свободе тоже снижают скорость перелета. На основании этих данных авторы пришли к выводу, что временной график первой миграции у этих видов определяется, по крайней мере частично, эндогенной врожденной программой.

В настоящее время доказано, что врожденная программа определяет не только продолжительность миграции у молодых птиц, но и ее направленность. Нойзер [434] проверял направленность миграционной активности в круглых клетках Эмлена у выкормленных в неволе *Sylvia atricapilla* из двух популяций — из ФРГ, мигрирующих осенью на юго-запад, и из Австрии, отлетающих на юго-восток. Получены достоверные различия в ориентации этих групп птиц: средний азимут для птиц из ФРГ составил 241° , для птиц из Австрии — 185° , что соответствует направлению осенней миграции у этих популяций.

Однако многие перелетные птицы не достигнут своих зимовок, если будут лететь только в одном заданном направлении. Например, европейские птицы, зимующие в Африке, сперва летят на юго-запад, согласно находкам окольцованных птиц, а затем в Испании поворачивают на юг или юго-восток [311]. Как же молодые птицы, впервые мигрирующие, определяют, что им пора менять направление полета, когда они попадут в Испанию? Оказалось, что даже такая информация внесена в генетическую программу. Проверая в круглых клетках миграционную направленность на протяжении всей осени у выкормленных в неволе молодых *Sylvia borin*, Гвиннер [311] обнаружил, что если в августе—сентябре птицы выбирают юго-западное направление, то в октябре—декабре они предпочитают юго-восточное (рис. 40). Дальнейшие эксперименты с выкормленными славками показали, что смена направленности миграционной активности у птиц наблюдается даже в том случае, когда птицы не могут видеть неба [312]. На основании этих данных Гвиннер и Вилчко пришли к выводу, что смена направленности происходит на основании магнитной информации.

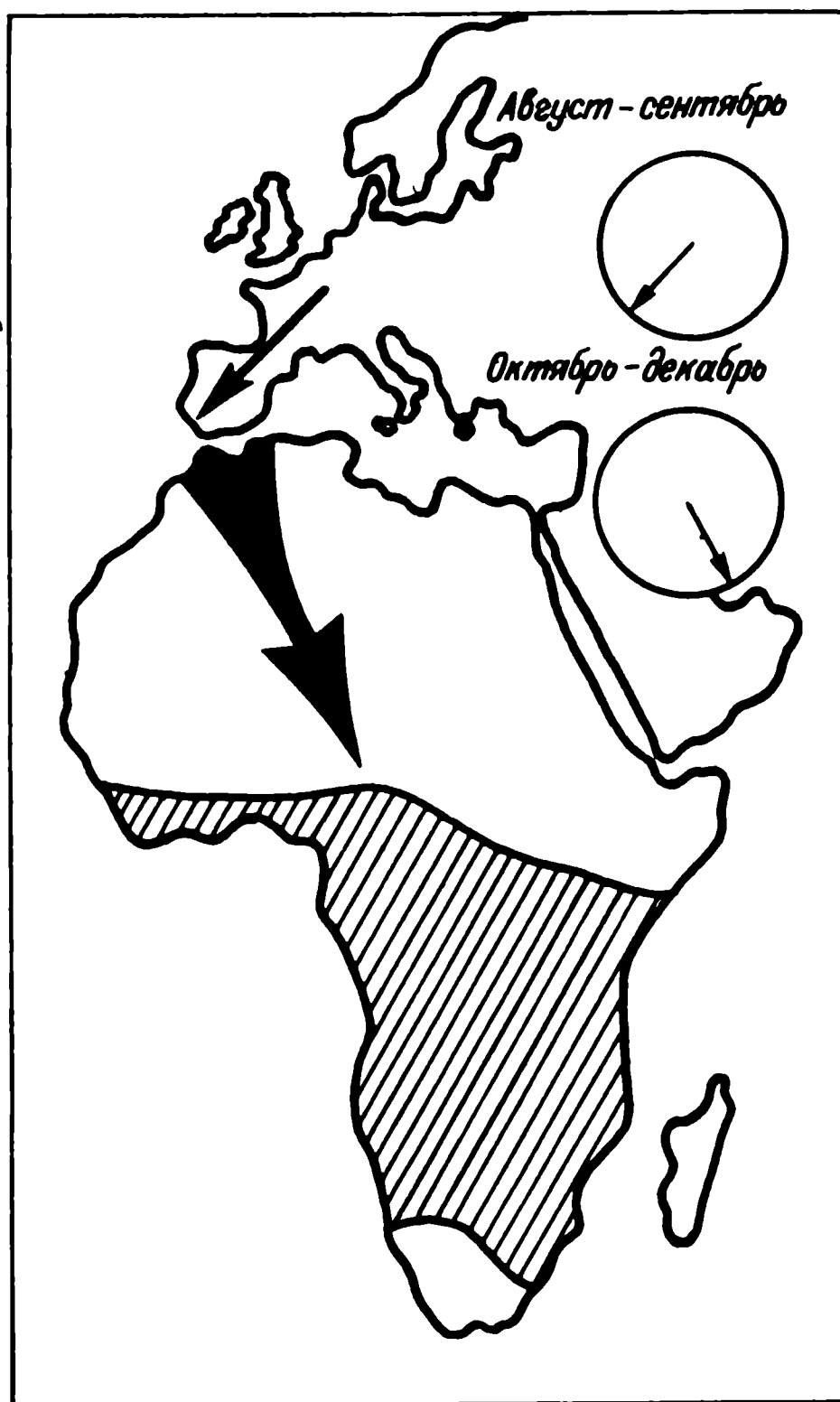


Рис. 40. Изменение направления осенней миграции и ориентации в круглой клетке у молодых *Sylvia borin*, выращенных в неволе в ФРГ [311]

Заштрихованная часть Африки — область зимовки данного вида

В настоящее время доказано, что для выбора направления миграции в первую осень птицы используют магнитное поле Земли. Вилчко [559, 560] на нескольких перелетных видах (*Erethacus rubecula*, *Sylvia borin*, *Ficedula hypoleuca*) показали, что способность к определению миграционного направления у молодых птиц формируется в первую очередь на основе магнитного компаса, причем ориентируются птицы не по полюсам магнитного поля Земли, а по направлению склонения: север для птиц там, где угол между магнитным наклонением и вектором гравитации меньше. Магнитный компас такого рода пригоден только в пределах одного полушария. На экваторе он действовать не будет, а за экватором будет давать противоположное направление. По магнитному компасу, считает Вилчко [559], настраивается астрономический

компас. Звездный компас, существование которого было доказано Эмленом [272], и вращение небесного свода используется, по мнению Вилчко [559], ночными мигрантами только во время перелета. Вилчко считает, что роль солнечного компаса в миграционной ориентации в настоящее время переоценивается, однако другие исследователи с такой точкой зрения не согласны. В частности, Эйбл [160] считает, что солнечный компас у перелетных птиц развивается независимо от магнитного. Звездный компас, по его мнению, тоже формируется самостоятельно путем визирования оси вращения звездной сферы. Полярная точка при этом дает эталонное направление, относительно которого реализуется врожденный азимут миграции.

По мнению Вилчко [565] имеется сходство в развитии солнечного и звездного компасов и навигационной карты птиц. Все три механизма основаны на процессе, частично подобном импринтингу, и имеют чувствительный период, когда эти механизмы по существу формируются, но специфические реакции на внешние факторы не фиксируются, а способны адаптироваться к условиям окружающей среды. Возможна адаптация не только к сезонным различиям в движении Солнца, но и более значительным изменениям при миграции из районов размножения в районы зимовок. Мур [425], Кац [60] и ряд других исследователей считают, что определение направления миграции птицами происходит преимущественно по Солнцу во время заката. Звезды используются лишь для сохранения выбранного направления. Какая из этих точек зрения более правильная, покажут дальнейшие исследования.

На направление полета птиц во время миграции может влиять целый ряд внешних факторов: ветер, наземные ориентиры, магнитные аномалии и др. Могут ли птицы корректировать свой путь после или в процессе воздействия этих факторов? Эванс [275] проанализировал осенний курс ночных мигрантов скандинавского происхождения, которые покидают Новергию в юго-юго-западном направлении и проходят через Южную Англию и Западную Францию. Если при пересечении Северного моря птицы попадают под действие сильных восточных ветров, то их обычно сносит на северо-восточное побережье Англии. Вносят ли они после этого поправку на смещение или нет? Эванс [275] проверил на ориентацию в круглых клетках смещенных с курса *Phoenicurus phoenicurus*, *Ficedula hypoleuca*, которых он поймал севернее Йоркшира. В этих опытах многие птицы проявили южную и юго-восточную направленность, т. е. пытались компенсировать смещение. Позже Эванс сравнил осенние и зимние находки горихвосток и мухоловок-пеструшек, окольцованных севернее Йоркшира, с находками от птиц, помеченных южнее. Распределение находок было сходным. На основании этих данных автор пришел к выводу, что эти два вида обладают способностью корректировать смещение. Радарные наблюдения показывают, что летящие птицы компенсируют около

$1/3$ — $3/4$ влияния ветра на миграционный полет изменяя скорость [по: 365]. Подсчеты Кляйна [365] показали, что у дальнего мигранта *Sylvia borin* максимальное смещение достигает 900 км, которое составляет всего $1/10$ миграционной дистанции, тогда как у ближнего мигранта *S. atricapilla* такая ошибка составляет около трети дистанции при условии, что птица компенсирует $1/2$ влияния ветра. Вероятно, по этой причине, считает автор, ближние мигранты избегают мигрировать в штормовую погоду, поскольку это может привести к большим ошибкам в миграционной дистанции.

Имеются данные, что во время осенней миграции молодые птицы имеют больший разброс направлений, чем взрослые. В частности, Мур [426] обнаружил это у *Passerculus sandwichensis* при сравнении ориентационного поведения в эмленовских клетках у молодых и взрослых птиц в Северной Дакоте (США). Автор предположил, что различия в точности ориентации взрослых и молодых овсянок отражают важность миграционного опыта.

Действительно, молодые птицы, которые еще не имеют точной цели миграции, в отличие от взрослых могут иметь больший разброс направлений миграционного полета. Кроме того, взрослые птицы могут знать некоторые участки трассы, где они пролетали или останавливались для отдыха и кормежки в предыдущий год. В разделе 3.6 мы показали, что перелетные птицы имеют постоянные места остановок на трассе миграции, что дает возможность им осуществлять «поэтапную» стратегию миграции — от одной знакомой остановки к другой на протяжении всей трассы миграции. Можно предположить, что во время остановки в знакомом месте птицы не только отдыхают и восстанавливают жировые резервы, но и корректируют свой курс. Некоторые популяции совершают петлеобразный перелет, т. е. осенью и весной летят разными путями. В таком случае птицы могут иметь фиксированные остановки как на осенней, так и весенней трассе миграции. Территориальные связи с этими остановками у перелетных птиц, вероятно, формируются преимущественно на первом году их жизни (см. 5.6).

Таким образом, мы предполагаем, что перелетные птицы могут осуществлять навигацию по отношению не только к основным целям (месту гнездования и зимовки), но и к дополнительным, находящимся на трассе миграции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Практически все наше знание о явлении территориальной верности птиц получено благодаря применению простого, но очень эффективного метода индивидуального мечения. Без кольцевания птиц и последующего их обнаружения наши представления о филопатрии, дисперсии, хоминге и навигации в основном носили бы спекулятивный характер. Кольцевание предоставило нам данные, которые благодаря своей объективности имеют чрезвычайную научную ценность. Их можно по-разному обрабатывать, анализировать и интерпретировать, но первоначальное значение их остается неизменным.

Опираясь на результаты кольцевания птиц многими исследователями в разных частях мира на протяжении последних 50 лет, я старался в данной книге в первую очередь изложить как можно больше конкретных фактов, чтобы читатель сам мог составить собственное мнение об исследуемом явлении. В то же время мне хотелось, чтобы из этого множества фактов, часто неполных и противоречивых, сложилась целостная картина, дающая общее представление об одном из самых загадочных и сложных явлений — верности птиц территории. В этой проблеме переплетено множество вопросов, затрагивающих самые разные стороны жизни птиц, их экологию, поведение, физиологию и др.

Подавляющее большинство оригинальных данных, полученных мною или моими коллегами, касаются воробьиных птиц, гнездящихся на Куршской косе Балтийского моря. Куршская коса, благодаря ее изолированности и географическому положению, является удачным местом для изучения филопатрии и дисперсии воробьиных птиц. Здесь имеется возможность осуществлять тщательный контроль за мечеными птицами, что очень важно при изучении верности птиц территории. Именно работа в таком месте помогла мне сформулировать те основные положения, которые изложены в данной книге.

1. Данные кольцевания свидетельствуют, что многие перелетные птицы, независимо от их систематического положения и образа жизни, проявляют верность локальному району рождения, гнездования и зимовки. Птицы могут проявлять верность месту линьки и миграционным остановкам.

2. Существуют видовые, популяционные, половые и индивидуальные различия в степени верности территории. В центральных популяциях уровень филопатрии выше, чем в периферийных. У большинства видов самцы более верны территории, чем самки. В основе половых различий в степени филопатрии и дисперсии, вероятно, лежит система брачных отношений птиц, определяющая разное отношение к территории самцов и самок. Взрослые птицы проявляют бóльшую верность территории, чем молодые.

3. Степень верности птиц территории зависит от ряда факторов. Величина филопатрии может зависеть от сроков рождения птиц, их происхождения, условий развития и др. На верность птиц гнездовой или зимовочной территории влияют: успешность гнездования (зимовки), стабильность местообитания, возраст и опыт птиц, факторы беспокойства.

4. Верность территории повышает выживаемость, успешность воспроизводства и конкурентоспособность птиц. Филопатрия способствует формированию локальных популяций у птиц и процессу видообразования.

5. Различия между видами, популяциями и особями в степени проявления верности родине в первую очередь есть следствие разной степени совпадения времени формирования территориальных связей с временем нахождения их в районе рождения. Если образование связи с территорией будущего гнездования у большинства молодых птиц происходит до ухода их из района рождения, то в дальнейшем они покажут высокий уровень филопатрии. Если же эти связи установятся у них после отлета из района рождения, то тогда величина филопатрии будет низкой или вообще равной нулю. В этом случае они будут проявлять верность другой территории, находящейся за пределами района рождения.

6. Формирование связей с районом будущего гнездования у перелетных птиц происходит в ювенильном возрасте до начала осенней миграции. Конкретные сроки становления этих связей могут отличаться не только у разных видов, но и популяций. Продолжительность периода формирования территориальных связей у воробьиных птиц составляет около 10—15 суток. Образование связи с территорией зимовки также приходится на определенный период, преимущественно на начало зимы. Территориальные связи могут образоваться у птиц в местах линьки и остановок во время миграции.

7. В основе механизма образования территориальных связей, вероятно, лежит процесс, сходный с импринтингом (запечатлением) птицами определенных образов. Запечатленная в ювенильном возрасте информация о территории хранится в памяти птицы, вероятно, на протяжении всей ее жизни и «доминирует» над последующей информацией о других территориях. Способность птиц к импринтингу территории, вероятно, возникла на ранних этапах их эволюции, до появления перелетных видов.

8. Для многих видов птиц, перелетных и оседлых, характерно

расселение в раннем возрасте. Дальность и направленность ювенильной дисперсии отличается не только у разных видов, но и популяций и даже особей. Масштаб ювенильной дисперсии в первую очередь определяет масштаб предгнездовой (натальной) дисперсии у птиц. Ювенильная дисперсия с последующим запечатлением территории приводит к расселению птиц в новые районы.

9. Существуют эндогенные и экзогенные причины расселения птиц. Основными функциями расселения являются экспансия вида, обмен генетической информацией между популяциями, регуляция численности популяции, избегание инбридинга и факторов беспокойства.

10. Перелетные птицы обладают совершенными механизмами ориентации и навигации. Они способны осуществлять гнездовой и зимовочный хоминг практически с любых расстояний. Птицы могут выбирать правильное направление к дому непосредственно при старте. При хоминге птицы, не имеющие полетного опыта, могут использовать специальный механизм «реверсии курса» с помощью геомагнитной информации (данный механизм обнаружен у почтовых голубей). Опытные птицы при хоминге пользуются другим механизмом навигации, основанном на солнечном компасе и «навигационной карте».

11. Предполагается, что в качестве «навигационной карты» птицы используют вертикальную составляющую магнитного поля Земли и изолинии сил гравитации, которые образуют своего рода координатную сетку градиентов. «Мозаичная карта» включает ландшафтные ориентиры в окрестностях «дома». Формирование этих карт происходит в период запечатления территории птицами. Для образования «навигационных и мозаичных карт» птицам необходимо свободно перемещаться в окрестностях «дома».

12. Перелетные птицы могут осуществлять навигацию не только по отношению к основным целям (месту гнездования и зимовки), но и по отношению к отдельным целям (миграционным остановкам), находящемся на трассе миграции. Возможно, взрослые птицы используют «поэтапную» стратегию миграции — от одной знакомой остановки до другой на протяжении всей трассы миграции. Информация о запечатленной территории контролирует развитие и продолжительность миграционного состояния у птиц. Главной нерешенной задачей в проблеме верности птиц территории остается расшифровка механизмов формирования территориальных связей и навигации птиц. Поняв, как птицы решают сложнейшие навигационные задачи, мы тем самым откроем для себя возможность создания совершенных миниатюрных навигационных приборов, взамен громоздких и сложных приборов, имеющих сегодня в нашем распоряжении.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аникин В. И., Парахин Г. А. Некоторые результаты кольцевания птенцов зяблика в Косоповской дубраве г. Горького // Учен. зап. Горьк. пед. ин-та. Сер. биол., 1967. Вып. 66. С. 222—227.
2. Ардамацкая Т. Б. Связь длинноносого крохала с гнездовой территорией и расселение по островам // Матер. 7-й Прибалт. орнитол. конфер.— Рига, 1970. Ч. 1. С. 1—13.
3. Ардамацкая Т. Б. Миграции и зимовки лебедя-шипуна в Северном Причерноморье // Матер. Всесоюзн. конфер. по миграции птиц.— М., 1975. Ч. 1. С. 102—107.
4. Артемьев А. В. Биология зяблика (*Fringilla coelebs*) в послегнездовой период в южной Карелии // Фауна и экология наземных позвоночных.— Петрозаводск, 1988. С. 36—51.
5. Артемьев А. В. Формирование гнездового населения мухоловки-пеструшки в юго-восточном Приладожье // Актуальные пробл. биол. и рациональное использование природных ресурсов Карелии.— Петрозаводск, 1989. С. 8—11.
6. Артемьев А. В., Головань В. И. О территориальном распределении молодых мухоловок-пеструшек // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР.— Петрозаводск, 1983. С. 29—34.
7. Артемьев А. В., Харлашкина Е. Н. Возрастная структура популяции мухоловки-пеструшки в юго-восточном Приладожье // Актуальные проблемы биологии и рациональное использование природных ресурсов Карелии.— Петрозаводск, 1989. С. 11—13.
8. Балтвилкс Я. Дисперсия врановых (*Corvidae*) восточного побережья Балтийского моря // Матер. 7-й Прибалт. орнитол. конфер.— Рига, 1970. Ч. 1. С. 17—20.
9. Бардин А. В. Территориальное поведение скандинавского подвида буроголовой гаички (*Parus montanus* b. s.) // Вестн. ЛГУ, 1975. № 9. С. 24—34.
10. Бардин А. В. О территориальном поведении поползня // Тез. докл. 10-й Прибалт. орнитол. конфер.— Рига, 1981. Т. 2. С. 9—12.
11. Бардин А. В. Территориальное поведение и миграции хохлатой синицы (*Parus cristatus* L.) // Сообщ. Прибалт. комис. по изуч. миграций птиц.— Тарту, 1983. № 14. С. 43—69.
12. Бардин А. В. Оценка ежегодной сохраняемости взрослых особей в населении зяблика (*Fringilla coelebs*) на Куршской косе // Орнитологические исследования в Палеарктике.— Л., 1990. С. 18—34 (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 210)
13. Бардин А. В., Резвый С. П. Инвазии птиц: два подхода к проблеме // Тез. докл. 12-й Прибалт. орнитол. конфер.— Вильнюс, 1988. С. 13—14.
14. Бардин А. В., Резвый С. П., Шаповал А. П. К вопросу о причинах инвазий у московки // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование.— Л., 1986. Ч. 1. С. 59—60.
15. Бауманис Я. Территориальное размещение выводков хохлатой чернети, их выживаемость и аспекты нательной филопатрии // Тез. докл. 12-й Прибалт. орнитол. конфер.— Вильнюс, 1988. С. 14—16.
16. Берг Р. Л. О взаимоотношении между мутабельностью и отбором в природных популяциях *Drosophila melanogaster* // Журн. общей биологии, 1948. Т. 9, № 4. С.

17. Бешков В. А., Делчева М. Н., Добрев Д. Д. Размножителни придвижвания и привързпост към мястото за яйцеспасяне при кафявата крастава жаба (*Bufo bufo bufo* L.) в проточни водоеми // *Екология*, 1986. № 19. С. 62—70.
18. Бианки В. В. Результаты кольцевания скворцов на северо-западе РСФСР // *Сообщ. Прибалт. комис. по изуч. миграций птиц.*— Тарту, 1968. Вып. 5. С. 110—121.
19. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология особи, популяции и сообщества.— М., 1989. Т. 1. 667 с.
20. Блум П. Н., Бауманис Я. А., Лея П. К. Натальная и гнездовая филопатрия селезней мигрирующих нырковых уток в Латвии // *Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование.*— Л., 1986. Ч. 1. С. 82—83.
21. Большаков К. В. Резвый С. П. Ночная миграция птиц в июле на территории Ленинградской области // *Тез. докл. 10-й Прибалт. орнитол. конфер.*— Рига, 1981. Т. 1. С. 97—100.
22. Большаков К. В., Гисцов А. П., Шимов С. В. Материалы по ночному пролету птиц в восточном Тянь-Шане в августе 1980 // *Осенний ночной пролет на юге Средней Азии и Казахстана.*— Л., 1987. С. 72—121 (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 169).
23. Валентайн Дж. У., Яблонский Д. Видообразование в морском мелководье: общие тенденции и проверка биогеографическими данными // *Биосфера (эволюция, пространство, время).*— М., 1988. С. 175—196.
24. Валькюнас Г. А. Лейкоцитозоиды (*Haemosporidia, Leucocytozoidae*) как биологические маркеры в популяционных исследованиях птиц // *Паразитология*, 1988. Т. 22. № 4. С. 293—296.
25. Виксне Я. А. О значении послегнездовых кочевок в территориальном размещении гнездящихся озерных чаек (*Larus ridibundus*) // *Экология водоплавающих птиц Латвии.*— Рига, 1968. Вып. 5. С. 167—205.
26. Виксне Я. А. Связь с местом рождения у озерной чайки (*Larus ridibundus* L.) // *Матер. 7-й Прибалт. орнитол. конфер.*— Рига, 1970. Ч. 1. С. 41—44.
27. Вилкс Е. К. Результаты опытов по хомингу мухоловок-пеструшек // *Новости орнитологии.*— Алма-Ата, 1965. С. 67.
25. Виноградова Н. В. О популяции ястребиной славки на Куршской косе за 1974—1986 гг. в связи с резким падением ее численности // *Тез. докл. 12-й Прибалт. орнитол. конфер.*— Вильнюс, 1988. С. 42—44.
29. Виноградова Н. В., Шумаков М. Е. Продолжительность весеннего миграционного состояния у зябликов различных географических групп // *Матер. 6-й Всесоюз. орнитол. конфер.*— М. 1974. Ч. 1. С. 130—131.
30. Винокуров А. А., Кищинский А. А. Методы мечения птиц // *Кольцевание в изучении миграций птиц фауны СССР.*— М., 1976. С. 182—208.
31. Высоцкий В. Г. Территориальное поведение и брачная система мухоловки-пеструшки на Куршской косе Балтийского моря // *Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование.*— Л., 1986. Ч. 1. С. 137—138.
32. Гисцов А. П., Гаврилов Э. И. Постоянство сроков и путей весеннего пролета испанских и индийских воробьев в предгорьях Западного Тянь-Шаня // *Миграции птиц в Азии.*— Ашхабад, 1981. Вып. 6. С. 154—161.
33. Головань В. И. К вопросу о гнездовом консерватизме и филопатрии воробьиных птиц // *Тез. докл. 12-й Прибалт. орнитол. конфер.*— Вильнюс, 1988. С. 51—53.
34. Горшков В. Г. Пределы устойчивости биосферы и окружающей среды.— Л., 1987. 61 с.
35. Губин Б. М. Структура популяции варакушки в долине р. Урал // *Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование.*— Л., 1986. Ч. 1. С. 177—178.
36. Данилов Н. Н. Территориальные связи птиц и регуляция энергетических отношений в биогеоценозах // *Матер. 7-й Прибалт. орнитол. конфер.*— Рига, 1970. Ч. 1. С. 45—47.
37. Данилов Н. Н., Рыжановский В. Н., Рябицев В. К. Птицы Ямала.— М., 1984. 332 с.
38. Дольник В. Р. Энергетика перелетов птиц // *Итоги науки. Сер. биол. Вопросы орнитологии.*— М., 1971. С. 52—81.

39. Дольник В. Р. Астрономическая ориентация птиц // Ориентация и территориальные связи популяций птиц.— Рига, 1973. С. 14—61.
40. Дольник В. Р. Миграционное состояние птиц.— М., 1975. 398 с.
41. Дольник В. Р., Паевский В. А. Рыбачинская ловушка // Кольцевание в изучении миграций птиц фауны СССР.— М., 1976. С. 73—81.
42. Дольник В. Р., Паевский В. А. Особенности модельного вида, места и методов исследования (введение) // Популяционная экология зяблика.— Л., 1982. С. 8—17 (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 90).
43. Дольник Т. В. Пищевое поведение, питание и усвоение пищи зябликом // Популяционная экология зяблика.— Л., 1982. С. 18—40 (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 90).
44. Жмуд М. Е. Некоторые закономерности ближней дисперсии травника в гнездовой период // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование.— Л., 1986. Ч. 1. С. 230—231.
45. Зимин В. Б. К экологии обыкновенной чечевицы (*Carduelis erythrurus* Pall.) в Карелии // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР.— Петрозаводск, 1981. С. 13—31.
46. Зимин В. Б. Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР.— Л., 1988. 184 с.
47. Зимин В. Б., Артемьев А. В. Территориальное поведение зарянок в послегнездовой период (по наблюдениям в юго-восточном Приладожье) // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР.— Петрозаводск, 1986. С. 5—20.
48. Зимин В. Б., Лапшин Н. В. Результаты отлова и мечения птиц в гнездовой период // Тез. докл. 9-й Прибалт. орнитол. конфер.— Вильнюс, 1976. С. 98—102.
49. Зубцовский Н. Е., Матанцев В. А., Тюлькин Ю. А. К изучению филопатрии воробьиных птиц малых сообществ // Экология, 1989. № 4. С. 84—86.
50. Ильенко А. И. Экология домовых воробьев и их эктопаразитов.— М., 1976. 119 с.
51. Ильина Т. А. Бюджет времени и поведение зяблика в гнездовой период // Популяционная экология зяблика.— Л., 1982. С. 191—214 (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 90).
52. Ильичев В. Д., Вилкс Е. К. Пространственная ориентация птиц.— М., 1978. 286 с.
53. Иовченко Н. П. Сравнительное изучение некоторых сезонных явлений у представителей вьюрковых (*Fringillidae*, Aves): Автореф. дис. канд. биол. наук.— Л., 1988. 18 с.
54. Исаков Ю. А. К вопросу об элементарных популяциях у птиц // Изв. АН СССР. Сер. биол., 1949. № 2. С. 54—70.
55. Исаков Ю. А. Биологические основы переселения перелетных птиц // Привлечение и переселение полезных птиц в лесонасаждения.— М., 1954. С. 117—126.
56. Исаков Ю. А. Теория и практика переселения перелетных птиц // Тр. 2-й Прибалт. орнитол. конфер.— Таллин, 1957. С. 202—224.
57. Исаков Ю. А., Поливанов В. М., Титаева Н. И. Опыт переселения лесных насекомоядных птиц // Преобразование фауны позвоночных животных.— М., 1953. С. 15—26.
58. Карпович В. И. Экология массовых обитателей искусственных гнездовий (скворца, мухоловки-пеструшки) в районе Окского заповедника // Тр. Окского гос. зап., 1962. Вып. 4. С. 65—177.
59. Карри-Линдал К. Птицы над сушей и морем.— М., 1984. 204 с.
60. Кац Е. Б. Проблемы ориентации мигрирующих птиц по солнцу // Орнитология.— М., 1986. Вып. 21. С. 103—112.
61. Кашенцева Т. А. Возрастная структура популяции черных стрижей (*Apus apus*) в Окском заповеднике // Вестн. зоол., 1982. № 3. С. 44—48.
62. Кистяковский А. Б. Дублирующие системы ориентации и навигации птиц // Ориентация и территориальные связи популяций птиц.— Рига, 1973. С. 62—66.
63. Кистяковский А. Б., Смогоржевский Л. А. Изучение ориентации птиц в Киевском университете // Матер. 7-й Прибалт. орнитол. конфер.— Рига, 1970. Ч. 1. С. 113—122.

64. Китон У. Тайна хоминга голубей // Птицы.— М., 1983. С. 89—99.
65. Кищинский А. А. Зимняк — *Buteo lagopus* (Pontopp) // Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии (Хищные-журавлеобразные).— М., 1982. С. 60—72.
66. Ковшарь А. Ф. Певчие птицы в субвысокогорье Тянь-Шаня.— Алма-Ата, 1979. 310 с.
67. Креславский А. Г. Экологическая структура популяций и организация изменчивости // Бюлл. Москов. о-ва испытателей природы, отд. биол., 1984. Т. 89, вып. 5. С. 50—63.
68. Крейтц Г. Миграции серых цапель, гнездящихся в ГДР // Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии (Гагарообразные-аистообразные).— М., 1978. С. 150—166.
69. Круль В. Орлан-белохвост — *Haliaetus albicilla* (L.) // Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии (Хищные-журавлеобразные).— М., 1982. С. 35—37.
70. Кумари Э. В. Теории направляющих линий в миграциях птиц (на примере пролета в Балтийском бассейне) // Сообщ. Прибалт. комис. по изуч. миграций птиц.— Тарту, 1983. № 14. С. 138—145.
71. Левин А. С., Губин Б. М. Биология птиц интразонального леса.— Алма-Ата, 1985.— 247 с.
72. Левонтин Р. Генетические основы эволюции.— М., 1978. 349 с.
73. Леонович В. В. Миграции и гнездовой консерватизм у некоторых видов птиц со специализированным питанием // Орнитология, 1976. Вып. 12. С. 87—94.
74. Литвин К. Е., Сыроечковский Е. В. Гнездовой консерватизм и филопатрия белых гусей острова Врангеля // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование.— Л., 1986. Ч. 2. С. 29—30.
75. Лихачев Г. Н. Мухоловка-пеструшка (*Muscicapa hypoleuca* Pall.) и ее связь с гнездовой территорией // Тр. Бюро кольцевания, 1955. Вып. 8. С. 123—156.
76. Люлеева Д. С. «Хоминг» у городских ласточек // Матер. 6-й Прибалт. орнитол. конфер.— Вильнюс, 1966. С. 97—99.
77. Люлеева Д. С. Результаты мечения ласточек на Куршской косе в 1956—1963 гг. // Сообщ. Прибалт. комис. по изуч. миграций птиц.— Таллинн, 1967. № 4. С. 101—103.
78. Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога.— М., 1947. 504 с.
79. Майр Э. Зоологический вид и эволюция.— М., 1968. 597 с.
80. Мак-Фарленд Д. Поведение животных.— М., 1988. 519 с.
81. Мальчевский А. С. Гнездовая жизнь певчих птиц.— Л., 1959. 279 с.
82. Мальчевский А. С. О консервативном и дисперсном типах эволюции популяций у птиц // Зоол. журн., 1968. Т. 47, вып. 6. С. 833—842.
83. Мальчевский А. С. Дисперсия особей и эволюция видов и популяций у птиц // Орнитология в СССР.— Ашхабад, 1969. Ч. 1. С. 111—124.
84. Мальчевский А. С. К вопросу о степени постоянства территориальных связей у птиц // Ориентация и территориальные связи популяций птиц.— Рига, 1973. С. 73—84.
85. Мальчевский А. С. Кукушка и ее воспитатели.— Л., 1987. Вып. 9. 264 с.
86. Мелде М. Канюк — *Buteo buteo* (L.) // Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии (Хищные-журавлеобразные).— М., 1982. С. 74—92.
87. Михеев А. В. Перелеты птиц.— М., 1981. 230 с.
88. Михельсон Х. А. Биологические основы привлечения мухоловки-пеструшки // Привлечение полезных птиц-дуплогнездников в лесах ЛатвССР. Орнитологические иссл.— Рига, 1958. С. 101—129.
89. Михельсон Х. А., Вискне Я. А. К вопросу об изучении территориальных связей популяций птиц // Ориентация и территориальные связи популяций птиц.— Рига, 1973. С. 85—94.
90. Михельсон Х. А., Леиньш Г. Т., Меднис А. А. Гнездящиеся утки озера Энгурес и их изучение // Экология водоплавающих птиц Латвии.— Рига, 1968. С. 7—43.

91. Михельсон Х. А., Меднис А. А., Блум П. Н. Изучение демографии гнездовых популяций методом кольцевания // Методы изучения миграций птиц.— М., 1977. С. 46—60.
92. Михельсон Х. А., Меднис А. А., Блум П. Н. Популяционная экология мигрирующих уток в Латвии.— Рига, 1986. 109 с.
93. Музаев В. М. О территориальных связях серой славки на севере ареала // Тез. докл. 10-й Прибалт. орнитол. конфер.— Рига, 1981. Т. 2. С. 139—141.
94. Носков Г. А. Влияние некоторых внешних факторов на миграционные пути птиц // Вестн. ЛГУ, 1967. № 9. С. 44—56.
95. Носков Г. А., Бардин А. В., Резвый С. П. О терминологии в описании территориального поведения птиц // Матер. Всесоюз. конфер. по миграциям птиц.— М., 1975. Ч. 1. С. 59—63.
96. Носков Г. А., Фетисов С. А., Нанкинов Д. Н., Соколов Л. В. и др. Миграция и зимовка // Полевой воробей.— Л., 1981. С. 206—220.
97. Нумеров А. Д., Котюков Ю. В. Материалы по численности, продуктивности и структуре популяции зимородка // Тез. докл. 10-й Прибалт. орнитол. конфер.— Рига, 1981. Т. 2. С. 151—153.
98. Онно С. О структуре локальной популяции у сизой чайки, речной и полярной крачки // Вопросы внутривидовой изменч. наземных позвоночных животных и микроэволюция.— Свердловск, 1964. С. 94.
99. Онно С. Об этологических механизмах, определяющих гнездовой консерватизм у сизой чайки // Матер. 7-й Прибалт. орнитол. конфер.— Рига, 1970. Ч. 1. С. 65—68.
100. Паевский В. А. Возрастные особенности территориального поведения зябликов по данным повторных отловов // Физиологические основы миграционного состояния птиц.— Л., 1976. С. 98—101 (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 60).
101. Паевский В. А. Предмиграционные передвижения и смертность белых трясогузок на Куршской косе // Исследования по биологии птиц.— Л., 1976. С. 64—68 (Тр. ЗИН АН СССР Т. 65).
102. Паевский В. А. Размножение и демография зябликов на Куршской косе по двадцатилетним данным // Популяционная экология зяблика.— Л., 1982. С. 165—190 (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 90).
103. Паевский В. А. Демография птиц.— Л., 1985. 285 с.
104. Панов Е. Н. Поведение животных и этологическая структура популяций.— М., 1983. 423 с.
105. Панов Е. Н. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц.— М., 1989. 510 с.
106. Пернер Х. Пустельга — *Falco tinnunculus* (L.) // Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии (Хищные-журавлеобразные).— М., 1982. С. 131—159
107. Пиновски Я. Привязанность полевого воробья к определенным территориям в онтогенезе // Матер. 7-й Прибалт. орнитол. конфер.— Рига, 1970. Ч. 1. С. 77—81.
108. Поленцев Э. А., Алексеева Н. С., Рябицев В. К. Территориальный консерватизм лапландского подорожника на Среднем Ямале // Экология птиц Волж.-Уральского региона. Инф. матер.— Свердловск, 1988. С. 79—80.
109. Поливанов В. М. Местные популяции у птиц и степень их постоянства // Тр. Дарвин. гос. запов., 1957. Вып. 4. С. 79—157.
110. Понугаева А. Г. Импринтинг (запечатлевание).— Л., 1973. 102 с.
111. Постельных А. В. Черный коршун — *Milvus korschun* (Gm.) // Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии (Хищные-журавлеобразные).— М., 1982. С. 32—34.
112. Птицы Советского Союза (под ред. Г. П. Дементьева).— М., 1951. Т. 2—3.
113. Раттисте К. Методика изучения демографии сизой чайки в Эстонской ССР // Научн. основы обследования колониальных гнездовых околоводных птиц.— М., 1981. С. 97—107.
114. Раттисте К. Э., Лиллелехт В. А. Степень элиминации и дифференциальное размножение в популяции сизой чайки // Проблемы микроэволюции.— М., 1988. С. 33—34.
115. Риклефс Р. Е. Основы общей экологии.— М., 1979. 424 с.

116. *Рымкевич Т. А.* К биологии садовой овсянки в Ленинградской области // Орнитология, 1977. Вып. 13. С. 67—73.
117. *Сема А. М.* Биология обыкновенного скворца на юго-востоке Казахстана // Тр. Ин-та зоол. АН КазССР.— Алма-Ата, 1978. Т. 38. С. 42—57
118. *Сема А. М., Гаврилов Э. И., Ауэзов Э. М.* Миграции чегравы по материалам кольцевания в Казахстане // Миграции птиц в Азии.— Новосибирск, 1986. С. 174—182.
119. *Симкин Г. Н., Штейнбах М. В.* Песня зяблика и вокальные микрогруппировки у птиц // Орнитология, 1988. Вып. 23. С. 175—182.
120. *Слоним А. Д.* Инстинкт.— Л., 1963. 160 с.
121. *Соколов Л. В.* Неравнозначная роль ранних и поздних выводков в поддержании популяции зяблика на Куршской косе // Зоол. журн., 1975. Т. 54, вып. 1. С. 257—265.
122. *Соколов Л. В.* Сроки образования связи с районом будущего гнездования у некоторых перелетных воробьиных птиц на Куршской косе // Зоол. журн., 1976. Т. 55, вып. 3. С. 395—401.
123. *Соколов Л. В.* Временная и энергетическая регуляция продолжительности осеннего миграционного состояния у молодых и взрослых зябликов (*Fringilla c. coelebs*) // Исследования по биологии птиц.— Л., 1976. С. 80—86 (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 65).
124. *Соколов Л. В.* Окончание весеннего миграционного состояния у молодых (первогодков) и взрослых зябликов (*Fringilla c. coelebs*) // Исследования по биологии птиц.— Л., 1976. С. 87—94 (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 65).
125. *Соколов Л. В.* «Чувствительный» период в процессе формирования связи с территорией будущего гнездования у зяблика (*Fringilla coelebs*) на Куршской косе // Зоол. журн., 1981. Т. 60, вып. 6. С. 887—893.
126. *Соколов Л. В.* О способности к компасной ориентации у некоторых видов, не совершающих сезонных миграций // Экология птиц Приладожья.— Л., 1981. С. 161—167.
127. *Соколов Л. В.* Послегнездовые перемещения и постоянство мест гнездования у зяблика на Куршской косе // Популяционная экология зяблика.— Л., 1982. С. 215—228 (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 90).
128. *Соколов Л. В.* Филопатрия и дисперсия у зяблика (*Fringilla coelebs*) на Куршской косе Балтийского моря // Зоол. журн., 1986. Т. 65, вып. 10. С. 1544—1551.
129. *Соколов Л. В.* Филопатрия перелетных птиц // Орнитология, 1988. Вып. 23. С. 11—25.
130. *Соколов Л. В., Большаков К. В., Виноградова Н. В., Дольник Т. В., Люлеева Д. С., Паевский В. А., Шумаков М. Е., Яблонкевич М. Л.* Проверка способности молодых зябликов запечатлевать и находить территорию будущего гнездования // Зоол. журн., 1984. Т. 63, вып. 11. С. 1671—1681.
131. *Соколов Л. В., Высоцкий В. Г.* Эффективность отлова мухоловок-пеструшек (*Ficedula hypoleuca*) стационарными ловушками на Куршской косе Балтийского моря // Экология и поведение птиц.— М., 1988. С. 243—247.
132. *Соколов Л. В., Высоцкий В. Г.* Проверка способности к ближнему хомингу у первогодков и взрослых самцов мухоловки-пеструшки на Куршской косе // Тез. докл. 12-й Прибалт. орнитол. конф.— Вильнюс, 1988. С. 210—211.
133. *Соколов Л. В., Высоцкий В. Г., Бардин А. В.* Послегнездовая дисперсия мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) на Куршской косе // Исследования по фауне и экологии птиц Палеарктики.— Л., 1987. С. 126—135 (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 163).
134. *Соколов Л. В., Высоцкий В. Г., Бардин А. В.* Филопатрия и нательная дисперсия у мухоловки-пеструшки на Куршской косе Балтийского моря // Орнитология, 1990. Вып. 24. С. 5—19.
135. *Соколов Л. В., Высоцкий В. Г., Бардин А. В.* Верность гнездовой территории и дисперсия взрослых мухоловок-пеструшек (*Ficedula hypoleuca*) на Куршской косе // Фауна и экология птиц Евразии.— Л., 1989. С. 121—134 (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 197).

136. Соколов Л. В., Лапшин Н. В., Резвый С. П. Территориальное поведение веснички на Куршской косе Балтийского моря и в юго-восточном Приладожье // Актуальные проблемы орнитологии.— М., 1986. С. 190—206.
137. Султанов Э. Г. Песня птиц как маркер популяций // Докл. АН АзССР, 1984. Т. 40. № 9. С. 70—73.
138. Тауриньш Э. Я., Вилкс К. А., Михельсон Х. А. Сезонное размещение и миграции у некоторых перелетных птиц // Привлечение и переселение полезных птиц в лесонасаждениях.— М., 1953. С. 57—102.
139. Телепнев В. Г. Перемещения глухаря в Западной Сибири // Миграции птиц в Азии.— Новосибирск, 1986. С. 218—224.
140. Томкович П. С. Территориальность берингийского песочника // Экология и охрана птиц.— Кишинев, 1981. С. 223.
141. Уиттенберг Д., Штернберг Г. Дисперсия серых ворон в первые годы до оседания на территориях // Тез. докл. 18-го Междунар. орнитол. конгр.— М., 1982. С. 250.
142. Флей Дж. Статистические методы для изучения таблиц долей и пропорций.— М., 1989. 318 с.
143. Францевич Л. И. Пространственная ориентация животных.— Киев, 1986. 195 с.
144. Хайнд Р. Поведение животных: синтез этологии и сравнительной психологии.— М., 1975. 855 с.
145. Хмелевская Н. В. Пространственная структура популяции травяной лягушки, *Rana temporaria* и ее временная динамика // Земноводные и пресмыкающиеся Московской обл.— М., 1989. С. 124—133.
146. Чаун М. Г. Состав и динамика местных популяций мухоловки-пеструшки в искусственных гнездовьях // Привлечение полезных птиц-дуплогнездников в лесах ЛатвССР. Орнитол. иссл.— Рига, 1958. С. 73—99.
147. Черничко И. И., Юрчук Р. Н. Колониальность и пространственно-этологическая структура популяции у береговой ласточки // Теор. аспекты колониальности у птиц.— М., 1985. С. 161—164.
148. Шаповал А. П. Некоторые гнездовые параметры сокращающейся популяции жулана на Куршской косе Балтийского моря // Тез. докл. 12-й Прибалт. орнитол. конф.— Вильнюс, 1988. С. 241—243.
149. Шеварева Т. П. О постоянстве и смене мест гнездования, линьки и зимовки водоплавающими птицами // Сообщ. Прибалт. комис. по изуч. миграций птиц.— Тарту, 1969. № 6. С. 13—38.
150. Щербаков И. Д. Опыт активного заселения мухоловкой-пеструшкой и большой синицей островных лесов Мордовской АССР // Тр. пробл. и темат. совещ. 1-й Всесоюз. орнитол. конф.— Л., 1960. Вып. 9. С. 351—361.
151. Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных.— М., 1977. 263 с.
152. Шумаков М. Е., Виноградова Н. В. К вопросу о факторах, определяющих окончание миграции // Орнитология в СССР.— Ашхабад, 1969. Ч. 2. С. 730—732.
153. Шумаков М. Е., Виноградова Н. В., Паевский В. А. Линька и формирование миграционного состояния у зябликов (*Fringilla coelebs* L.) из ранних и поздних выводков, выращенных в неволе // Зоол. журн., 1972. Т. 51, вып. 8. С. 113—118.
154. Шутенко Е. В., Смирнов О. П. О территориальном поведении молодых серых ворон (*Corvus corone corone*) // Исследования по фауне и экологии птиц Палеарктики.— Л., 1987. С. 143—162 (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 163).
155. Шутов С. В. Гнездовой консерватизм, филопатрия, дисперсия и плотность гнездования двух видов пеночек в южной Субарктике.— Свердловск, 1986. С. 78—93.
156. Шутов С. В. Филопатрия веснички в разных точках гнездового ареала // Экология птиц Волж.-Уральского региона. Инф. матер.— Свердловск, 1988. С. 93—94.
157. Шутов С. В. Территориальный консерватизм, дисперсия массовых видов воробьиных на Приполярном Урале и некоторые закономерности их широтного изменения // Экология, 1989. № 4. С. 69—74.

158. Юрлов А. К. Летне-осенний пролет куликов разных возрастных групп на оз. Чаны (Западная Сибирь) // Тез. докл. 2-й Всесоюзн. конфер. по миграциям птиц.— Алма-Ата, 1978. Т. 2. С. 171—173.
159. Able K. P., Gergits W. F., Cherry J. D., Terrill S. B. Homing behavior of wood thrushes (*Hylocichla mustelina*). A radio tracking study // *Behav. Ecol. and Sociobiol.*, 1984. Vol. 15, N 1. P. 39—43.
160. Able K. P., Bingman V. P. The development of orientation and navigation behavior in birds // *Quart. Rev. Biol.*, 1987. Vol. 62, N 1. P. 1—29.
161. Adams R. J., Brewer R. Autumn selection of breeding location by field sparrows // *Auk*, 1981. Vol. 98. P. 629—631.
162. Ailes I. W. Breeding biology and habitat use of the upland sandpiper in Central Wisconsin // *Passenger Pigeon.*, 1980. Vol. 42, N 2. P. 53—63.
163. Alison R. M. Homing of subadult Oldsquaws // *Auk*, 1977. Vol. 94, N 2. P. 383—384.
164. Alnäs I. Die Ortstreue der gotländischen Wachtelkönig *Crex crex* (L.) // *Ornis scand.*, 1974. Vol. 5, N 2. P. 123—129.
165. Andersson A. Ladusvalan *Hirundo rustica* på Rogsta Gård, Stigtomta, 1979 // *Fåglar, Sörmland.*, 1979. Vol. 12, N 2. P. 57—62.
166. Andersson M. Nomadism and site tenacity as alternative reproductive tactics in birds // *J. Anim. Ecol.*, 1980. Vol. 49. P. 175—184.
167. Andersson R. Revitäthet och populationsstruktur hos ett västsvenskt bestånd av svart rädstjärt *Phoenicurus ochruros* // *Var fågelvärld.*, 1987. Vol. 46, N 5. P. 256—269.
168. Askenmo C. Reproductive effort and return rate of male Pied Flycatchers // *Amer. Naturalist.*, 1979. Vol. 114, N 5. P. 748—752.
169. Austin O. L. Site tenacity, a behaviour trait of the Common Tern (*Sterna hirundo* L.) // *Bird-Band.*, 1949. Vol. 20. P. 1—39.
170. Austin O. L. Group adherence in the Common Tern // *Bird-Band.*, 1951. Vol. 22. P. 1—15.
171. Bailey E. P. Passerine diversity, relative abundance, and migration at Cold Bay, Alaska // *Bird-Band.*, 1974. Vol. 45, N 2. P. 145—152.
172. Bainbridge I. P., Minton C. D. T. The migration and mortality of the Curlew in Britain and Ireland // *Bird Study*, 1978. Vol. 25, N 1. P. 39—50.
173. Bairlein F. Über die Biologie einer südwestdeutschen Population der mönchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla*) // *J. Ornithol.*, 1978. Bd. 119, N 1. S. 14—51.
174. Bairlein F. Offene Fragen der Erforschung des Zuges paläarktischer Vogelarten in Afrika // *Vogelwarte*, 1985. Bd. 33. N 2. S. 144—155.
175. Bak B., Ettrup H. Studies on migration and mortality of the lapwing (*Vanellus vanellus*) in Denmark // *Dan. Rev. Game Biol.*, 1982. Vol. 12, N 1. 20 p.
176. Baker R. Demystifying vertebrate migration // *New. Sci.*, 1978. Vol. 80, N 1129. P. 526—528.
177. Baker M. C., Cunningham M. A. The biology of bird-song dialects // *Behav. and Brain Sci.*, 1985. Vol. 8, N 1. P. 85—100.
178. Baker M. C., Mewaldt L. R. Song dialects as barriers to dispersal in white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys nuttalli* // *Evolution*, 1978. Vol. 32, N 4. P. 712—722.
179. Baldaccini N. E., Frugis S., Mongini E. Initial orientation and homing in the sand martin *riparia riparia* (L.) (Aves, Hirundidae) // *Monit zool. ital.*, 1986. Vol. 20, N 4. P. 425—439.
180. Balen J. H. Observations on the post-fledging dispersal of the Pied Flycatcher, *Ficedula hypoleuca* // *Ardea*, 1979. Vol. 67, N 3—4. P. 134—137.
181. Baptista L. F. and Morton M. L. Song dialects and mate selection in mountane White-crowned sparrows // *Auk*, 1982. Vol. 99, N 3. P. 537—547.
182. Barrowclough G. F. Gene flow, effective population sizes, and genetic variance components in birds // *Evolution*, 1980. Vol. 34. P. 789—798.
183. Bauer H. G. Geburtsortstreue und Streuungsverhalten junger Singvögel // *Vogelwarte*, 1987. Bd. 34, N 1. S. 15—32.
184. Beason R. C., Nichols I. E. Magnetic orientation and magnetically sensitive material in a transequatorial migratory bird // *Nature*, 1984. Vol. 309, N 5964. P. 151—153.

185. *Becker V. J., Raden H.* Meteorologische Gesichtspunkte zur olfaktorischen navigationshypothese // J. Ornithol., 1986. Bd. 127, N 1. S. 1—8.
186. *Beletsky L. D., Orians G. H.* Territoriality among male redwinged blackbirds. I. Site fidelity and movement patterns // Behav. Ecol. and Sociobiol., 1987. Vol. 20, N 1. P. 21—34.
187. *Bennett A. J., Bennett L. A.* Wintering population of greater sandhill cranes in the Okefenokee Swamp, Georgia // Wilson Bull., 1989. Vol. 101, N 1. P. 87—93.
188. *Benvenuti S., Ioale P.* Homing experiments with birds displaced from their wintering ground // J. Ornithol., 1980. Vol. 121, N 3. P. 281—286.
189. *Berger A. J., Radabaugh B. E.* Returns of Kirtlands's Warblers to the breeding grounds // Bird-Band., 1968. Vol. 39. N 3. P. 161—186.
190. *Bergerud A. T., Mossop D. H., Myrberget S.* A critique of the mechanics of annual changes in ptarmigan numbers // Canad. J. Zool., 1985. Vol. 63, N 1. P. 2240—2248.
191. *Berndt R., Creutz G.* Brut-Umsiedlung eines weiblichen Trauerschnäppers *Ficedula hypoleuca* Über eine Entfernung von 280 km // Vogelwarte, 1978. Bd. 28, N 4. S. 276.
192. *Berndt R., Sternberg H.* Der Brutort der einjährigen weiblichen Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*) in seiner Lage zum Geburtsort // J. Ornithol., 1966. Bd. 107, N 3/4. S. 292—309.
193. *Berndt R., Sternberg H.* Über Ort, Zeit und Größe von Ersatzbruten beim Trauerschnäpper, *Ficedula hypoleuca* // Beitr. Vogelkd. Leipzig, 1972. Bd 18, N 1—2. S. 3—18.
194. *Berndt R., Sternberg H.* Terms, studies and experiments on the problems of bird dispersion // Ibis, 1968. Vol. 110. P. 256—269.
195. *Berndt R., Sternberg H.* Alters-und Geschlechtsunterschiede in der Dispersion des Trauerschnäppers (*Ficedula hypoleuca*) // J. Ornithol., 1969. Bd. 110, N 1. S. 22—26.
196. *Berndt R., Winkel W.* Verfrachtungs-Experimente zur Frage der Geburtsortsprägung beim Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*) // J. Ornithol., 1979. Bd 120. S. 41—53.
197. *Berndt R., Winkel W.* Zu Ortstreue und Lebensalten beim Feldsperling (*Passer montanus*) // Vogelwelt, 1987. Bd 108, N 3. S. 98—105.
198. *Berndt R., Winkel W.* Bestandsentwicklung und brutzeitdaten der sumpfmiese (*Parus palustris*) befunde aus dem südöstlichen Niedersachsen // Vogelwelt, 1987. Vol. 108, N 4. S. 121—131.
199. *Berthold P.* The endogenous control of bird migration: a survey of experimental evidence // Bird Study, 1984. Vol. 31, N 1. P. 19—27.
200. *Berthold P.* Wintering in a partially migratory mediterranean Blackcap (*Sylvia atricapilla*) population: strategy control, and unanswered questions // Ric. biol. selvag., 1986. Vol. 10. P. 33—45.
201. *Berthold P., Gwinner E., Klein H.* Circannuale Periodik bei Grasmücken (*Sylvia*) // Experientia, 1971. Bd 27. S. 399.
202. *Berthold P., Gwinner E., Klien H., Westrich P.* Beziehungen zwischen Zugunruhe und Zugablauf bei Garten — und Mönchsgrasmücke (*Sylvia borin* und *S. atricapilla*) // Z. Tierpsychol., 1972. Bd.30. S. 26—35.
203. *Berthold P., Leisler R.* Migratory Restlessness of the Marsh Warbler *Acrocephalus palustris* // Naturwissenschaften, 1980. Vol. 67, N 9. P. 472.
204. *Berthold P., Mohr G., Querner U.* Steuerung und potentielle Evolutionsgeschwindigkeit des obligaten Teilziehverhaltens: Ergebnisse eines Zweiweg-Selektionsexperiments mit der Mönchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla*) // J. Ornithol., 1990.— Bd. 131. N 1. S. 33—45.
205. *Best L. B.* Territory quality and mating success in the field sparrow (*Spizella pusilla*) // Condor, 1977. Vol. 79, N 2. P. 192—204.
206. *Beszterda P., Majewski P., Panek M.* Wintering of the mute swan *Cygnus olor*, and the whooper swan *Cygnus cygnus*, in flooded area of the Warta river mouth // Acta ornithol., 1983. Vol. 19, N 7—11. P. 217—225.

207. *Bibby C. J., Green R. E.* Foraging behavior of migrant pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*, on temporary territories // *J. Anim. Ecol.*, 1980. Vol. 49, N 2. P. 507—521.
208. *Biebach H.* Genetic determination of partial migration in the european robin (*Erithacus rubecula*) // *Auk*, 1983. Vol. 100, N 3. P. 601—606.
209. *Bishop R. A., Humburg D. D., Andrews R. D.* Survival and homing of female mallards // *J. Wildlife manag.*, 1978. Vol. 42. N 1. P. 192—196.
210. *Bjerke T., Espmark Y. O.* Breeding success and breeding dispersal in recovered redwings *Turdus iliacus* // *Fauna norv.*, 1988. C. 11. N 1. P. 45—46.
211. *Black J. M., Rees E. C.* The structure and behaviour of the Whooper swan population wintering at Caerlaverock, Dumfries and Galloway, Scotland: an introductory study // *Wildfowl.*, 1984. N 35. P. 21—36.
212. *Blohm R. J.* Migrational homing of male Cadwalls to breeding grounds // *Auk*, 1978. Vol. 95, N 4. P. 763—766.
213. *Blokpoel H., Courtney P.* Site tenacity in a new ring-billed gull colony // *J. Field Ornithol.*, 1980. Vol. 51, N 1. P. 1—5.
214. *Bock B. C., Rand A. S., Burghardt G. M.* Seasonal migration and nesting site fidelity in the green iguana // *Contrib. Mar. Sci.*, 1985. Vol. 27. P. 435—443.
215. *Boere G., Roselaar K., Engelmoer M.* The breeding origins of purple Sandpipers *Calidris maritima* present in the Netherlands // *Ardea*, 1984. Vol. 72, N 1. P. 101—109.
216. *Bogucki Z.* Współwystępowanie słowika rdzawego (*Luscinia megarhynchos*) i słowica szarego (*Luscinia luscinia*) w Poznaniu // *BAD. fizjogr. Pol. Zach. C.*, 1989. Vol. 38. P. 47—60.
217. *Bolen E. G., Derden D. S.* Winter returns of american kestrels // *J. Field Ornithol.*, 1980. Vol. 51, N 2. P. 174—175.
218. *Bollinger E. K., Gavin T. A.* The effects of site quality on breeding-site fidelity in bobolinks // *Auk*, 1989. Vol. 106, N 4. P. 584—594.
219. *Bownan T. J., Robel R. J.* Brood break-up, dispersal, mobility, and mortality of juvenile prairie chickens // *J. Wildlife Manag.*, 1977. Vol. 41, N 1, P. 27—34.
220. *Bräger S.* Brutbiologie und Populationsdynamik einer Population der Schellente (*Bucephala clangula*) in Norddeutschland // *Vogelwelt*, 1986. Bd 107, N 1. S. 1—18.
221. *Broley C. L.* Migration and nesting of Florida Bald Eagles // *Wilson Bull.*, 1947. Vol. 59, N 2. P. 3—20.
222. *Brooke M. L.* The dispersal of female manx shearwaters *Puffinus puffinus* // *Ibis*, 1978. Vol. 120, N 4. P. 545—551.
223. *Brown C. R. and Bitterbaum E. J.* Implications of juvenile harassment in Purple Martins // *Wilson Bull.*, 1980. Vol. 92, N 4. P. 452—457.
224. *Brownie C., Anderson D. R., Burnham K. P., Robson D. S.* Statistical inference from band recovery data: a handbook // *U. S. Fish Wildlife Serv. Resour. Publ.*, 1978. N 131. 212 p.
225. *Bruderer B. und Neusser V.* Nächtliche Aktivität und "Heimfenden" beim Hausrotschwanz *Phoenicurus ochrurus* // *Der Ornithol. Beob.*, 1982. Bd 79. S. 145—157.
226. *Bühler U., Klaus R.* Resultate von Habichtberingungen *Accipiter gentilis* in der Schweiz // *Ornithol. Beob.*, 1987. Bd. 84, N 2. S. 111—121.
227. *Burger I.* Dispersal and post-fledging survival of Franklin's Gull // *Bird-Band.*, 1972. Vol. 43, N 4. P. 267—275.
228. *Burger J.* On becoming independent in herring gulls: parent-young conflict // *Amer. Natur.*, 1981. Vol. 117, N 4. P. 444—456.
229. *Busse P.* Results of ringing of European Corvidae // *Acta Ornithol.*, 1969. Vol. 11. P. 263—328.
230. *Cadbury C. J., Olney P. V. S.* Avocet population dynamics in England // *Brith. Birds*, 1978, Vol. 71, N 3. P. 102—121.
231. *Calder W. A. (III), Jones E. G.* Implications of recapture data for migration of the Rufous Hummingbird (*Selasphorus rufus*) in the Pocky mountains // *Auk*, 1989. Vol. 106, N 2, P. 488—489.

232. *Calder III W. A., Waser N. M., Hiebert S. M., Inouye D. W., Miller S.* Site-fidelity, longevity, and population dynamics of broad-tailed hummingbirds: a ten year study // *Oecologia*, 1983. Vol. 56, N 2—3. P. 359—364.
233. *Campbell B.* Attachment of the Pied Flycatchers *Muscicapa hypoleuca* to nest-sites // *Ibis*, 1959. Vol. 101. P. 445—448.
234. *Capen D. E., Crenshaw W. J., Coulter M. W.* Establishing breeding populations of wood ducks by relocating wild brooks // *J. Wildlife Manag.*, 1974. Vol. 38, N 2. P. 253—256.
235. *Carey M., Nolan V. J.* Population dynamics of indigo buntings and evolution of avian polygyny // *Evolution*, 1979. Vol. 33, N 4. P. 1180—1192.
236. *Casement M.* Migration across the Mediterranean observed by radar // *Ibis*, 1966. Vol. 108, N 4. P. 461—491.
237. *Catchpole C. K.* Habitat selection and breeding success in the reed warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) // *J. Anim. Ecol.*, 1974. Vol. 43, N 2. P. 363—380.
238. *Chardine J. W., Morris R. D.* Trapping and color banding brown noddy and bridled tern adults at the breeding colony // *Colon. Waterbirds*, 1987. Vol. 10. N 1. P. 100—102.
239. *Chelazzi G., Pineschi F., Focardi S.* Initial orientation of feral pigeons belonging to an urban population // *Monit. zool. ital.*, 1982. Vol. 16, N 2. P. 177—185.
240. *Christensen P. V.* Genfund af danske landsvaler *Hirundo rustica*: Denmark // *Dan ornithol. foren. tidsskr.*, 1981. Vol. 75, N 1—2. P. 47—50.
241. *Clausager J.* Migration of Scandinavian woodcock (*Scolopax rusticola*) with special reference to Denmark // *Dan. Rev. Game Biol.*, 1974. Vol. 8, N 8. P. 1—38.
242. *Cliburn J. W., Blanton P. D. M.* Responses to a magnetic field by *Aneides aeneus* (Caudata, Plethodontidae) // *J. Ala Acad. Science*, 1986. Vol. 57, N 4. P. 215—221.
243. *Coleman A. E., Minton C. D. T.* Pairing and breeding of mute swans in relation to natal area // *Wildfowl.*, 1979. N 30. P. 27—30.
244. *Cooke F., Findlay C. S., Rockwell R. F.* Recruitment and the timing of reproduction in Lesser Snow Geese (*Chen caerulescens*) // *Auk*, 1984. Vol. 101, N 3. P. 451—458.
245. *Cooke F., MacInnes C. D. and Prevett J. P.* Gene flow between breeding populations of Lesser Snow Geese // *Auk*, 1975. Vol. 92, N 3. P. 493—510.
246. *Coulet E.* Floid meurtrier // *Courr. nature.*, 1985. N 95. P. 4—26.
247. *Coulson J. C., Butterfield J., Duncan N., Kearsley S., Monaghan P., Thomas C.* Origin and behaviour of great black-backed gulls wintering in northeast England // *Brit. Birds.*, 1984. Vol. 77, N 1. P. 1—11.
248. *Coulson J. C., Duncan N., Thomas C.* Changes in the breeding biology of the herring gull (*Larus argentatus*) induced by reduction in the size and density of the colony // *J. Anim. Ecol.*, 1982. Vol. 51, N 3. P. 739—756.
249. *Creutz G.* Der Trauerschnäpper (*Muscicapa hypoleuca* Pall.). Eine Populationsstudie // *J. Ornithol.*, 1955. Bd 96, N 3. S. 241—326.
250. *Creutz G.* Der Weißstorch als Objekt der Forschung und des Naturschutzes // *Falke*, 1986, Bd 33, N 3. S. 91—96.
251. *Curio E.* Geburtsortstreue und Lebenserwartung junger Trauerschnäpper (*Muscicapa h. hypoleuca* Pall.) // *Vogelwelt*, 1958. Bd 79. S. 135—149.
252. *Czarnecki Z.* Studia nad znakowanymi populacjami ptaków gniezdzących się w wiklinach nadrzecznych // *Acta ornithol.*, 1975. T. 15, N 1. S. 1—79.
253. *Darley J. A., Scott D. M. and Taylor N. K.* Effects of age, sex and breeding success on site fidelity of Gray Catbirds // *Bird-Band.*, 1977. Vol. 48, N 2. P. 145—151.
254. *Davis L. S.* Coordination of incubation routines and mate choice in Adelie Penguins (*Pygoscelis adeliae*) // *Auk*, 1988. Vol. 105, N 3. P. 428—432.
255. *Davis N. B.* Territorial behaviour of pied wagtails in winter // *Brith. Birds*, 1982. Vol. 75, N 6. P. 261—267.
256. *Delius J. D.* A population study of Skylarks *Alauda arvensis* // *Ibis*, 1965. Vol. 107. P. 466—492.

257. *De Lope F., Da Silva E.* La fidelidad al lugar de nidificación o de nacimiento en el avión cimón (*dilechón urtica L.*) en Badajoz, España // *Ardeola*, 1988. Vol. 35, N 1. P. 51—58.
258. *Devereux J., Carpenter T., Durhan K.* Spring migration pattern of sharpshinned hawks passing Whitefish Point, Michigan // *J. Field Ornithol.*, 1985. Vol. 56, N 4. P. 346—355.
259. *Dhondt A. A.* Summer dispersal and survival of juvenile Great Tits in Southern Sweden // *Oecologia*, 1979. Vol. 42, N 2. P. 139—157.
260. *Dhondt A. A., Hublé J.* Fledging date and sex in relation to dispersal in young Great Tits // *Bird Study*, 1968. Vol. 14. P. 127—134.
261. *DiCostanzo J.* Population dynamics of a common tern colony // *J. Field Ornithol.*, 1980. Vol. 51, N 3. P. 229—243.
262. *Dittami J.* Observation on wintering wheatears in burned grass areas at lake Nakuru, Kenya // *Vogelwarte*, 1981. Vol. 31, N 2. P. 177—178.
263. *Dolbeer R. A.* Movement and migration patterns of Redwinged Blackbirds: a continental overview // *Bird-Band.*, 1978. Vol. 49, N 1. P. 17—34.
264. *Dorst J.* The migration of birds. London. Heinemann, 1963. 476 p.
265. *Dow H., Fredga S.* Breeding and natal dispersal of the goldeneye, *Bucephala clangula* // *J. Anim. Ecol.*, 1983. Vol. 52, N 3. P. 681—695.
266. *Dowsett-Lemaire F.* Annual turnover in a Belgian population of Marsh Warblers, *Acrocephalus palustris* // *Gerfaut.*, 1978. Vol. 68, N 4. P. 519—532.
267. *Dwyer T. J., Derrickson S. R. and Gilmer D. S.* Migrational homing by a pair of Mallards // *Auk*, 1973. Vol. 90, N 3. P. 687.
268. *Eden S. F.* Natal philopatry of the Magpie, *Pica pica* // *Ibis*, 1987. Vol. 129, N 4. P. 477—490.
269. *Ekman J.* Non-territorial Willow Tits *Parus montanus* in late summer and early autumn // *Ornis Scand.*, 1979. Vol. 10, N 2. P. 262—267.
270. *Ellenberg H.* Warum geben Neuntöter [*Lanius collurio*] in Mitteleuropa im Bestand zurück? // *Corax*, 1986. Bd. 12, N 1. S. 34—46.
271. *Ely C. A., Latas P. J., Lohofener R. R.* Additional returns and recoveries of North American bird banded in Southern Mexico // *Bird-Band.*, 1977. Vol. 48. N 3. P. 275—276.
272. *Emlen S. T.* Migratory orientation in the Indigo Bunting, *Passerina cyanea*. II Mechanism of celestial orientation // *Auk*, 1967. Vol. 84. P. 463—489.
273. *Erickson J. F.* Banding studies of wintering Baltimore Orioles in North Carolina 1963—66 // *Bird-Band.*, 1969. Vol. 40, N 3. P. 181—198.
274. *Evans P. R.* Autumn movements, moult and measurements of the Lesser Redpoll, *Carduelis flammea* Cabaret // *Ibis*, 1966. Vol. 108. N 2. P. 183—216.
275. *Evans P. R.* Re-orientation of small passerine night migrants after displacement by the wind // *Brith. Birds.*, 1968. Vol. 61, N 7. P. 281—303.
276. *Exo K. M., Hennes R.* Beitrag zur Populationsökologie des Steinkauzes (*Athene noctua*) — eine Analyse deutscher und niederländischer Ringfunde // *Vogelwarte*, 1980. Bd. 30, N 3. S. 162—179.
277. *Ferguson F. S.* Territorial attachment and mate fidelity by Horned Grebes // *Wilson Bull.*, 1981. Vol. 93, N 4. P. 560—561.
278. *Fiedler C., Grewe A.* Mate and nest-site fidelity among tree swallows in Central Minnesota // *J. Minn. Acad. Sci.*, 1983—1984. Vol. 49. N 3. P. 22—26.
279. *Finlay J. C.* Post-breeding nest cavity defense in Purple Martins // *Condor*, 1971. Vol. 73, N 3. P. 381—382.
280. *Finlayson J. C.* The recurrence in winter quarters at Gibraltar of some scrub passerines // *Ring, and Migr.*, 1980. Vol. 3. N 1. P. 32—34.
281. *Fisher H. J.* Experiments on homing in Laysan albatrosses // *Condor*, 1971. Vol. 73, N 4. P. 389—400.
282. *Fisk E. J.* Wintering populations of painted buntings in southern Florida // *Bird-Band*, 1974. Vol. 45. N 4. P. 353—359.
283. *Fitch M. A., Shugart G. W.* Comparative biology and behavior of monogamous pairs and one male-two female trios of herring gulls // *Behav. Ecol. and Sociobiol.*, 1983. Vol. 14, N 1. P. 1—7.

284. *Flade M., Franz D., Helbig A.* Die Ausbreitung der Beutelmeise (*Remiz pendulinus*) an ihrer nordwestlichen Verbreitungsgrenze bis 1985 // *J. Ornithol.*, 1986. Bd 127, N 3. S. 261—289.
285. *Fleischer R. C., Lowther P. E., Johnston R. F.* Natal dispersal in house sparrows: possible causes and consequences // *J. Field Ornithol.*, 1984. Vol. 55, N 4. P. 444—456.
286. *Fog J.* Studier over blishonen (*Fulica atra*) i vejlerne og danske ynglefugles traekforhold // *Dan. ornithol. foren. tidsskr.*, 1969. Vol. 63, N 1. P. 1—18.
287. *Freer V. M.* Factors affecting site tenacity in New York Bank Swallow // *Bird-Band.*, 1979. Vol. 50, N 4. P. 349—357.
288. *Fretwell S.* Ecotypic variation in the non-breeding season in migratory populations: A study of tarsal length in some Fringillidae // *Evolution*, 1969. Vol. 23. P. 406—420.
289. *Fulin M., Zolner J.* Prvé vysleiky z krúzkovania strakosa obycajného (*Lanius collurio*) pri Moldave nad Bodvou // *Zb. Vychodosl. ornitol. klubu.*, 1985. T. 2. S. 81—85.
290. *Fuller R. J., Youngman R. E.* The utilisation of farmland by golden plovers wintering in southern England // *Bird Study*, 1979. Vol. 26, N 1. P. 37—46.
291. *Gates R. J.* Observations of the formation of a Sage Grouse lek // *Wilson Bull.*, 1985. Vol. 97, N 2. P. 219—221.
292. *Gatter W., Klump G., Schütt R.* Ausgeprägte Fälle von Zugumkehr bei Eichelhäher (*Garrulus glandarius*) und Tannenhäher (*Nucifraga caryocatactes*) // *Vogelwarte*, 1979. Bd 30, N 2. S. 101—107.
293. *Gauthier G.* Philoparty, nest-site fidelity, and reproductive performance in Buffleheads // *Auk*, 1990. Vol. 107, N 1. P. 126—132.
294. *Gauthreaux S. A. Jr.* The ecological significance of behavioral dominance // In: *Perspectives in Ethology* (Ed. P. P. G. Bateson, P. H. Klopfer), 1978. Vol. 3. P. 17—54.
295. *Gavin T. A., Bollinger E. K.* Reproductive correlates of breeding-site-fidelity in bobolinks (*Dolichonyx oryzivorus*) // *Ecology*, 1988. Vol. 69, N 1. P. 96—103.
296. *Gillieron G.* Etude des Grebes castagneux, *Podiceps ruficollis*, hivernant dans la basse-plaine du Rhone // *Nos Oiseaux*, 1974. Vol. 32, N 353—354. P. 207—230.
297. *Glück E.* Jahresperiodik und Zug südwestdeutscher Stieglitz (*Carduelis carduelis*) — Freiland beobachtungen, Ringfundauswertungen und Zugaktivitätsuntersuchungen // *Vogelwarte*, 1982. Bd 31, N 4. S. 395—422.
298. *Glutz von Blotzheim U. N.* Zur Dismigration junger Schleiereule *Tyto alba* // *Ornithol. Beob.*, 1979. Bd 76, N 1. S. 1—8.
299. *Godfrey A., Marshall W. U.* Brood break-up and dispersal of ruffed grouse // *J. Wildlife. Manag.*, 1969. Vol. 33, N 3. P. 609—620.
300. *Goss-Custard J. D., Le V. dit Durell S. E. A., Sitters H. P., Swinfen R.* Age-structure and survival of a wintering population of Oystercatchers // *Bird Study*, 1982. Vol. 29, N 2. P. 83—98.
301. *Gratto C. L., Morrison R. I. G., Cooke F.* Philopatry, site tenacity, and mate fidelity in the semipalmated sandpiper // *Auk*, 1985. Vol. 102, N 1. P. 16—24.
302. *Graves J., Whiten A., Henzi P.* Reproductive success and the location of the nest site in the territory of the herring gull *Larus argentatus* // *Bird Study*, 1986. Vol. 33, N 1. P. 46—48.
303. *Greenwood P. J.* Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals // *Anim. Behav.*, 1980. Vol. 28, N 4. P. 1140—1162.
304. *Greenwood P. J., Harvey P. H., Perrins C. M.* Inbreeding and dispersal in the great tit // *Nature. London*. 1978. Vol. 271. P. 52—54.
305. *Greenwood P. J., Harvey P. H., Perrins C. M.* The role of dispersal in the great tit (*Parus major*): the causes, consequences and heritability of natal dispersal // *J. Anim. Ecol.*, 1979. Vol. 48, N 1. P. 123—142.
306. *Griffin D. R.* Bird navigation // *Biol. Rev. Cambridge*, 1952. Vol. 27. P. 359—400.
307. *Grüll A.* Untersuchungen über das Revier der Nachtigall (*Luscinia megarhynchos*) // *J. Ornithol.*, 1981. Bd 122, N 3. S. 259—284.
308. *Guillot M., Jouventin P.* Le pétrel des neiges a Pointe Géologie // *Gerfaut*, 1980. Vol. 70, N 1. P. 51—72.

309. *Gwinner E.* Circannuale Periodik als Grundlage des jahreszeitlichen Funktionswandels bei Zugvögeln. Untersuchungen am Fitis (*Phylloscopus trochilus*) und am Waldlaubsänger (*Ph. sibilatrix*) // *J. Ornithol.*, 1968. Bd 109. S. 70—95.
310. *Gwinner E.* Endogenous temporal control of migratory restlessness in warblers // *Naturwissenschaften*, 1974. Vol. 61, N 9. P. 405.
311. *Gwinner E.* Circannual rhythms in bird migration // *Annu. Rev. Ecol. and Syst.*, 1977. Vol. 8. P. 381—405.
312. *Gwinner E., Wiltshko W.* Endogenously controlled changes in the migratory direction of the Garden Warbler, *Sylvia borin* // *J. Comp. Physiol.*, 1978. Vol. 125, N 3. P. 267—273.
313. *Haar H.* Bergfink (*Fringilla montifringilla*) als Durchzügler und Wintergast in der Oststeiermark (Aves) // *Jahrb. naturwiss. Abt. Joanneum Graz.*, 1976. S. 393—402.
314. *Haartman L. von.* Der Trauerfliegenschnäpper. I. Ortstreue und Rassenbildung // *Acta Zool. Fenn.*, 1949. Bd 56. 104 S.
315. *Haartman L. v.* Der Trauerfliegenschnäpper II. Populationsprobleme // *Acta Zool. Fenn.*, 1951. Bd 67. 60 S.
316. *Haartman L. v.* The Ortstreue of the Pied Flycatcher // *Proc. XII Intern. Ornithol. Congr. Helsinki*, 1960. P. 266—273.
317. *Haas C. A., Sloane S. A.* Low return rates of migratory Loggerhead Shrikes: winter mortality or low site fidelity? // *Wilson Bull.*, 1989. Vol. 101, N 3. P. 458—460.
318. *Haig S. M., Oring L. W.* Distribution and dispersal in the piping plover // *Auk*, 1988. Vol. 105, N 4. P. 630—638.
319. *Halliburton R., Mewaldt L. R.* Survival and mobility in a population of Pacific coast song Sparrows (*Melospiza melodia Gouldii*) // *Condor*, 1976. Vol. 78, N 4. P. 499—504.
320. *Handford P.* Return rates among highland Rufous-collared Sparrows // *J. Field Ornithol.*, 1980. Vol. 51, N 2. P. 176—177.
321. *Hansen K.* Track og spredning hos danske musvitter, *Parus major* // *Dan. ornithol. foren tidsskr.*, 1978. Vol. 72, N 3. P. 97—104.
322. *Harper D. G. C.* Pairing strategies and mate choice in female robins *Erithacus rubecula* // *Anim. Behav.*, 1985. Vol. 33, N 3. P. 862—875.
323. *Harris M. P., Rothery P.* The post-fledging survival of young Puffins *Fratercula arctica* in relation to hatching date and growth // *Ibis*, 1985. Vol. 127. N 2. P. 243—250.
324. *Harvey P. H., Greenwood P. J., Campbell B., Stenning M. J.* Breeding dispersal of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) // *J. Anim. Ecol.*, 1984. Vol. 53, N 3. P. 727—736.
325. *Harwood J., Harrison J.* A study of an expanding Sand Martin colony // *Bird Study*, 1977. Vol. 24, N 1. P. 47—53.
326. *Hatch J. J.* Homing experiments with Audubon's Shearwaters // *Auk*, 1974. Vol. 91, N 4. P. 830—832.
327. *Haukioja E.* Short-distance dispersal in the Reed Bunting *Emberiza schoeniclus* // *Ornis Fenn.*, 1971. Vol. 48, N 2. P. 45—67.
328. *Hausmann A., Hausmann K.* Die Austernfischer (*Haematopus ostralegus*) der Halling Norderoog 1973 // *Ornithol. Mit.*, 1974. Bd. 26, N 5. S. 88—94.
329. *Hecke R. von.* Ortstreue, Altersaufbau und Mortalität einer Population des Baumpiepers (*Anthus t. trivialis*) // *J. Ornithol.*, 1981. Bd. 122. S. 23—35.
330. *Heinroth O. and Heinroth K.* Das Heimfinde-Vermögen der Brieftauben // *J. Ornithol.*, 1941. Bd 89. S. 213—256.
331. *Heldt R. S.* Zur Brutbiologie des Alpenstrandläufers, *Calidris alpina schinzii* // *Corax*, 1966. Bd 1. S. 173—188.
332. *Helms C. W.* The annual cycle and Zugunruhe in birds // *Proc. XIII Intern. Ornithol. Congr.*, 1963. P. 925—939.
333. *Hermann H.* Ökologie und Verhalten der Rohrammer *Emberiza schoeniclus* in den Amperauen bei Emmering // *Verh. Ornithol. Ges. Bayern.*, 1982—1983. Bd. 23, N 5—6. S. 459—477.

334. *Herrera C. M. and Rodriguez M.* Year-to-year site constancy among three passerine species wintering at a southern Spanish locality // *Ring. and Migr.*, 1979. Vol. 2, N 3. P. 160.
335. *Herrmann K.* Vorkommen des schwarzkehlchens (*Saxicola torquata*) im Harz und Harzvorland // *Beitr. Vogel.*, 1987. Bd. 33, N 2. S. 114—118.
336. *Hilden O.* Population dynamics in Temminck's stint *Calidris temminckii* // *Oikos*, 1978. Vol. 30, N 1. P. 17—28.
337. *Hodges J. I., Bueker E. L., Hansen A. J.* Movements of radio-tagged bald eagles *Haliaeetus leucocephalus*, in and from southeastern Alaska // *Can. Field-Natur.*, 1987. Vol. 101, N 2. P. 136—140.
338. *Holland P. K., Robson J. E. and Yalden D. W.* The breeding biology of the Common Sandpiper *Actitis hypoleucos* in the Pead District // *Bird Study*, 1982. Vol. 29, N 2. P. 99—110.
339. *Holmes R. T.* Density, habitat, and the mating system of the western sandpiper (*Calidris mauri*) // *Oecologia*, 1971. Vol. 7, N 2. P. 191—208.
340. *Holmes P. R., Christmas S. E., Parr A. J.* A study of the return rate and dispersal of Sand Martins *Riparia riparia* at a single colony // *Bird Study*, 1987. Vol. 34, N 1. P. 12—19.
341. *Hötter H.* Studies of Meadow pipit *anthus pratensis*. Dispersal // *Ring. and Migr.*, 1982. Vol. 4, N 1. P. 45—50.
342. *Howard H.* Territory in the bird life. London, 1920. 208 p.
343. *Howard W. E.* Innate and environmental dispersal of individual vertebrates // *Am. Midl. Nat.*, 1960. Vol. 63. P. 152—161.
344. *Howe M. A.* Social organization in a nesting population of eastern Willets (*Catoptrophorus semipalmatus*) // *Auk*, 1982. Vol. 99, N 1. P. 88—102.
345. *Hund K., Prinzinger R.* Untersuchungen zur Ortstreue, Paartreue und Überlebensstrategie nestjunger Vögel bei der Mehlschwalbe *Delchon urbica* in Oberschwaben // *Vogelwarte*, 1979. Bd 30, N 2. P. 107—117.
346. *Hutto R. L.* Migratory landbirds in western Mexico: a vanishing habitat // *West. Wildlands.*, 1986. Vol. 11, N 4. P. 12—16.
347. *Insley H., Young L.* Autumn passage of Ringed Plovers through Southampton water // *Ring. and Migr.*, 1981. Vol. 3, N 3. P. 157—163.
348. *Jakober H., Stauber W.* Beeinflussen Bruterfolg und Alter die Ortstreue des Neuntöters (*Lanius collurio*)? // *Vogelwarte*, 1989. Bd. 35, N 1. S. 32—36.
349. *James P. C.* How do manx shearwater *Puffinus puffinus* find their burrows? // *Ethology*, 1986. Vol. 71. N 4. P. 287—294.
350. *Jedraszko-Dąbrowska D.* Rotation of individuals in breeding populations of dominant species of birds in a pine forest // *Ecol. pol.*, 1979. Vol. 27, N 4. P. 545—569.
351. *Jenni L.* Schweizerische Ringfunde von Bergfinken *Fringilla montifringilla*: Ein Beitrag zum Problem der Masseneinflüge // *Ornithol. Beob.*, 1982. Bd 79, N 4. S. 265—272.
352. *Jeson P.* Fidelite de Grands Cormorants *Phalacrocorax carbo* à un site d'hivernage ou à un axe migratoire // *Oiseau et Rev. FR. ornithol.*, 1989. Vol. 59, N 2. P. 175—178.
353. *Johnson O. W., Johnson P. M.* Plumage-moltage relationships in "oversummering" and migratory lesser golden-Plovers // *Condor*, 1983. Vol. 85, N 4. P. 406—419.
354. *Johnson N. K., Marten J. A.* Evolutionary genetics of flycatchers. II. Differentiation in the *Empidonax difficilis* complex // *Auk*, 1988. Vol. 105, N 1. P. 177—191.
355. *Joly P., Miaud C.* Fidelity to the breeding site in the alpine newt *Triturus alpestris* // *Behavior Process.*, 1989. Vol. 19, N 1—3. P. 47—56.
356. *Jönsson P. E.* Svartbenta standpiparen *Charadrius alexandrinus* i Sverige-historic, nuvarande förekomst och häckningsbiologi // *Anser*, 1983. Vol. 22, N 4. P. 209—230.
357. *Kaufmann J. H.* On the definitions and functions of dominance and territoriality // *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.*, 1983. Vol. 58, N 1. P. 1—20.
358. *Keeton W. T.* Orientation by pigeons: Is the sun necessary? // *Science*, 1969. Vol. 165. P. 922—928.

359. *Keeton W. T.* Magnets interfere with pigeon homing // *Proc. of the National Acad. of Sci. USA*, 1971. Vol. 68, N 1. P. 102—106.
360. *Keeton W. T.* Release-site bias as a possible guide to the „map“ component in pigeon homing // *J. comp. Physiol.*, 1973. Vol. 86. P. 1—16.
361. *Kendeigh S. C., Baldwin S. P.* Factors affecting yearly abundance of Passerine birds // *Ecol. Monogr.*, 1937. Vol. 7. P. 91—124.
362. *Keppie D. M.* Similarity of dispersal among sibling male spruce grouse // *Canad. J. Zool.*, 1980. Vol. 58, N 11. P. 2102—2104.
363. *Ketterson E. D., Nolan V. Jr.* Autumnal Zugunruhe and migratory fattening of Dark-eyed Juncos apparently suppressed by detention at the wintering site // *Wilson Bull.*, 1983. Vol. 95, N 4. P. 628—635.
364. *King B.* Swallow banding in Bangkok Thailand // *Bird-Band.*, 1969. Vol. 40, N 2. p. 95—104.
365. *Klein H.* Modifying influences of environmental factors on a time-distance-program in bird migration // *Symp. on orient. in migr. birds*. Berlin, 1980. P. 529—534.
366. *Klomp H.* Regulation of the size of bird populations by means of territorial behaviour // *Neth. J. Zool.*, 1972. Vol. 22, N 4. P. 456—488.
367. *Kluijver H. N.* Regulation of a bird population // *Ostrich.*, 1966. Vol. 6. P. 389—396.
368. *Knapton R. W., Cartar R. V., Falls J. B.* A comparison of breeding ecology and reproductive success between morphs of the white-throated sparrow // *Wilson Bull.*, 1984. Vol. 96, N 1. P. 60—71.
369. *Kneis P.* Zur Dismigration junger Steinschmätzer, *Oenanthe oenanthe*, auf der insel Hiddensee // *Acta Ornithol.*, 1985. Bd. 1. N 1. S. 75—86.
370. *Knopf F. L.* Returns of transplanted pine siskins released as singles or in flocks // *J. Field Ornithol.*, 1983. Vol. 54, N 1. P. 67—71.
371. *Knorr B.* Returns of transient shorebirds // *EBBA News*, 1971. Vol. 34. P. 9—19.
372. *Koerner J. W., Bookhout T. A., Bednarik K. F.* Movements of Canada geese color-marked near southwestern Lake Erie // *J. Wildlife Manag.*, 1974. Vol. 38, N 2. P. 275—289.
373. *Koskimies P.* The expansion of the Great Reed Warbler, *Acrocephalus arundinaceus*, into Finland // *Ornis fenn.*, 1981. Vol. 58, N 4. P. 151—158.
374. *Kovacs K. M. and Ryder J. P.* Nest-site tenacity and mate fidelity in female-female pair of Ring-billed Gulls // *Auk*, 1981. Vol. 98. P. 625—627.
375. *Kowalski U., Wiltschko R.* Pigeon homing: familiarity with the release site reduces the release site bias // *J. Exp. Biol.*, 1987. Vol. 133. P. 457—462.
376. *Kramer G.* Über Richtungstendenzen bei der nächtlichen Zugunruhe gekäfigter Vögel // In: *Ornithol. als biolog. Wiss.* Heldenberg, 1949. S. 269—283.
377. *Kramer G.* Wird die Sonnenhöhe bei der Heimfindeorientierung verwertet? // *J. Ornithol.*, 1953. Bd. 94. S. 201—219.
378. *Kramer G., Paul V. S.* Das Heimkehrvermögen gekäfigter Brieftauben // *Ornithol. Beob.*, 1954. Bd. 51. S. 3—12.
379. *Lack D.* Population studies of birds.— Oxford, 1966. 341 p.
380. *Lance A. N.* Movements of blue grouse on the summer range // *Condor*, 1970. Vol. 72, N 4. P. 437—444.
381. *Langslow D. R.* Movements of blackcaps ringed in Britain and Ireland // *Bird Study*, 1979. Vol. 26, N 4. P. 239—252.
382. *Lawn M. R.* Pairing systems and site tenacity of the willow warbler *Phylloscopus trochilus* in Southern England // *Ornis Scand.*, 1982. Vol. 13, N 13. P. 193—199.
383. *Lednor A. J.* Magnetic navigation in pigeons: possibilities and problems // *Avian Navigat. Int Symp. Tirrenia (Risa)*, 1981. Berlin, 1982. P. 109—119.
384. *Lee F. B., Kruse A. D.* High survival and homing rate of handreared Wild-Strain mallards // *J. Wildlife Manag.*, 1973. Vol. 37. N 2. P. 154—159.
385. *Leinonen M.* The breeding population of *Motacilla a. alba* (L) in a water-course area in central Finland // *Ann. Zool. fenn.*, 1974. Vol. 11, N 4. P. 276—282.

386. *Leivits A., Vilbaste H.* Breeding area fidelity and natal dispersal of the Pied Flycatcher in South-west Estonia // *Baltic Birds V* Riga. 1990. Vol. 1. P. 254--257.
387. *Lenington S. and Mace T.* Mate fidelity and nesting site tenacity in the Killdeer // *Auk*, 1975. Vol. 92. N 1. P. 149—151.
388. *Lessells C. M.* Natal and breeding dispersal of Canada geese *Branta canadensis* // *Ibis*, 1985. Vol. 127, N 1. P. 31—41.
389. *Lessells C. M., Krebs J. R.* Age and breeding performance of European Bee-eaters // *Auk*, 1989. Vol. 106, N 3. P. 375—382.
390. *Limpert R. I.* Homing success of adult buffelheads to a Maryland wintering site // *J. Wildlife Manag.*, 1980. Vol. 44, N 4. P. 905—908.
391. *Limpus C. J., Fleay A., Baker V* The flatback turtle, *Chelonia depressa*, in Queensland: reproductive periodicity, philopatry and recruitment // *Austral. Wildlife Res.*, 1984. Vol. 11, N 3. P. 579—587.
392. *Lindström A.* Breeding nomadism and site tenacity in the brambling, *Fringilla montifringilla* // *Ornis fenn.*, 1987. Vol. 64, N 2. P. 50—56.
393. *Lipp H. P., Frei U.* Variations of nocturnal homing performance in pigeons // *Avian Navigat. Int. Symp. Tirrenia (Risa)*, 1981. Berlin, 1982. P. 271—280.
394. *Little T. W., Varland K. L.* Reproduction and dispersal of transplanted wild turkeys in Iowa // *J. Wildlife Manag.*, 1981. Vol. 45, N 2. P. 419—427.
395. *Löhrl H.* Zur Frage des Zeitpunktes einer Prägung auf die Heimatregion beim Halsbandschnäpper, *Ficedula albicollis* // *J. Ornithol.*, 1959. Bd 100, N 2. S. 132—140.
396. *Londei T* Nidificazione isolata di rondine rossiccia, *Hirundo daurica*, ripetuta nello stesso sito dopo sei anni di assenza // *Riv. ital. ornithol.*, 1988. Vol. 58, N 3—4. P. 200—201.
397. *Lorenz K.* Der Kumpan in der Umwelt des Vogels // *J. Ornithol.*, 1935. Bd 83. S. 137—213.
398. *Loske-K.-H.* Biologie der Uferschwalbe (*Riparia riparia*) // *Voliere*, 1989. Bd 12, N 4. S. 116—119.
399. *Lövei G. L.* Passerine migration between the Palaearctic and Africa // *Curr. Ornithol.*, 1989. Vol. 6. P. 143—174.
400. *Lundberg P., Bergman A., Olsson H.* On the ecology of wintering Dippers (*Cinclus cinclus*) in northern Sweden // *J. Ornithol.*, 1981. Vol. 122, N 2. P. 163—172.
401. *Majewski P.* Waterfowl ringing in Slonsk Reserve (Poland) // *Ring*, 1981. Vol. 9. N 106—107. P. 102.
402. *Marler P.* Behaviour of the chaffinch, *Fringilla coelebs* // *Behaviour*, 1956. Vol. 5. p. 1—184.
403. *Martin K., Hannon S. J.* Natal philopatry and recruitment of willow ptarmigan in North and Northwestern Canada // *Oecologia*, 1987. Vol. 71. N 4. P. 518—524.
404. *Mattes H., Jenni L.* Ortstreue und Zugbewegungen des Tannenhähers *Nucifraga caryocatactes* im Alpenraum und am Randecker Maar / *Schwäbische Alb.* // *Ornithol. Beob.*, 1984. Bd. 81, N 4, S. 303—315.
405. *Matthews G. V. T.* Sun navigation in homing pigeons // *J. Exper. Biol.*, 1953. Vol. 30. P. 243—267.
406. *Matthews G. V. T.* Bird navigation. Cambridge Univ. press, 1955. 141 p.
407. *Matthews G. V. T.* Bird navigation. Cambr. Univ. press, 1968. 198 p.
408. *Matthews G. V. T.* The astronomical bases of "nonsense" orientation // *Proc. XIII Int. Ornithol. Congr. Ithaca*, 1963. P. 415—429.
409. *Matthews G. V. T.* "Nonsense" orientation in mallard: a resume and an investigation of the mechanism of a sun-compass // *Wildfowl.*, 1984. N 35. P. 81—92.
410. *Matthysen E. and Schmidt K. H.* Natal dispersal in the Nuthatch // *Ornis Scand.*, 1987. Vol. 18, N 4. P. 313—316.
411. *McNicholl M. K.* Larid site tenacity and group adherence in relation to habitat // *Auk*, 1975. Vol. 92, N 1. P. 98—104.
412. *McNiel R.* Winter resident repeats and returns of Austral and boreal migrant birds banded in Venezuela // *J. Field Ornithol.*, 1982. Vol. 53, N 2. P. 125—132.

413. *Mead C. J.* Colony fidelity and interchange in the Sand Martin // *Bird Study*, 1979. Vol. 26. P. 99—106.
414. *Mead C. J. and Harrison J. D.* Sand Martin movements within Britain and Ireland // *Bird Study*, 1979. Vol. 26. P. 73—86.
415. *Mearns R., Newton I.* Turnover and dispersal in a peregrine *Falco peregrinus* population // *Ibis*, 1984. Vol. 126, N 3. P. 347—355.
416. *Medway L.* A ringing study of the migratory Brown Shrike in West Malaysia // *Ibis*, 1970. Vol. 112, N 2. P. 184—198.
417. *Medway L.* A ringing study of migratory Barn Swallows in West Malaysia // *Ibis*, 1973. Vol. 115, N 1. P. 60—86.
418. *Merkel F. W., Fromme H. G.* Untersuchungen über das Orientierungsvermögen nächtlich ziehender Rotkehlchen (*Erithacus Rubecula*) // *Naturwissenschaften*, 1958. Bd 45. S. 499—500.
419. *Metcalfe N. B., Furness R. W.* Survival, winter population stability and site fidelity in the Turnstone *Arenaria interpres* // *Bird Study*, 1985. Vol. 32, N 3. P. 207—214.
420. *Meury R.* Brutbiologie und Ortstreue einer Baumpieper population *Anthus trivialis* in einem inselartig verteilten Habitat des schweizerischen Mittellandes // *Der Ornithol. Beob.*, 1989. Bd. 86. S. 219—233.
421. *Mewaldt L. R.* Winter philopatry in White-crowned Sparrows (*Zonotrichia leucophrys*) // *North Amer. Bird Band.*, 1976. Vol. 1, N 1. P. 14—20.
422. *Mewaldt L. R., King J. R.* Breeding site faithfulness, reproductive biology, and adult survivorship in an isolated population of Cassin's finches // *Condor*, 1985. Vol. 87, N 4. P. 494—510.
423. *Meybohm E., Dahms G.* Über Altersaufbau, Reifealter und Ansiedlung beim Wei Ber storch (*C. ciconia*) im Nordsee — Küstenbereich // *Vogelwarte*, 1975. Bd 28, N 1. S. 44—61.
424. *Middleton R. J.* Fifty-two years of banding Blue Jays at Norristown, Pennsylvania // *Bird-Band.*, 1974. Vol. 45, N 3. P. 206—209.
425. *Moore F. R.* Sunset and the orientation behaviour of migrating birds // *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.*, 1987. Vol. 62, N 1. P. 65—86.
426. *Moore J., Ali R.* Are dispersal and inbreeding avoidance related? // *Anim. Behav.*, 1984. Vol. 32, N 1. P. 94—112.
427. *Møller A. P.* Yngletidspnukt, traekbevaegelser, dodelighed og dødsårsager hos Huskade (*Pica pica*) // *Flora og fauna*, 1982. Vol. 88, N 2. P. 39—45.
428. *Moreau R. E.* The recurrence in winter quarters (Ortstreue) of trans-Saharan migrants // *Bird Study*, 1969. Vol. 16, N 2. P. 108—110.
429. *Morse D. H., Kress S. W.* The effect of burrow loss on mate choice in the Leach's storm-petrel // *Auk*, 1984. Vol. 101, N 1. P. 158—160.
430. *Müller S.* Das Vorkommen des Karmingimpels, *Carpodacus erythrinus*, in Norddeutschland // *Corax*, 1973. Bd. 4. S. 2—3.
341. *Myers J. P., Connors P. G., Pitelka F. A.* Territoriality in non-breeding shorebirds // *Stud. Avian Biol.*, 1979. N 2. P. 231—246.
432. *Nakamura T.* Ямасина тёруй кэнкюсё кэнкю хококу // *Misc. Repts Jamashina Inst. Ornithol.*, 1981. Vol. 13, N 2. P. 79—119.
433. *Nastase A. J.* Orientation and homing ability of the Barn Swallow // *J. Field Ornithol.* 1982. Vol. 53, N 1. P. 15—21.
434. *Neusser V. E.* Richtungsbevorzugungen von Monchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla*) während der Herbstzugunruhe. Vergleich zweier Populationen mit verschiedenen Zugrichtungen // *Ethology*, 1987. Bd. 74, N 1. S. 39—51.
435. *Newton I., Davis P. E., Davis J. E.* Age of first breeding, dispersal and survival of Red Kites *Milvus milvus* in Wales // *Ibis*, 1989. Vol. 131, N 1. P. 16—21.
436. *Newton I., Marquiss M.* Dispersal of sparrowhawks between birthplace and breeding place // *J. Anim. Ecol.*, 1983. Vol. 52, N 2. P. 463—477.
437. *Nice M. M.* Studies in the life history of the Song Sparrow // *Trans. Linn. Soc. New York*, 1937. Vol. 4, N 1. P. 1—247.
438. *Nisbet J. C. T.* Early stages in postfledging dispersal of Common Terns // *Bird-Band.*, 1976. Vol. 47, N 2. P. 163—164.

439. *Nisbet J. C. T., Medway L.* Dispersion, population ecology and migration of Eastern Great Reed Warblers (*Acrocephalus acrocephalus orientalis*) wintering in Malaysia // *Ibis*, 1972. Vol. 114, N 4. P. 451—499.
440. *Nol E. and Smith J. N. M.* Effects of age and breeding experience on seasonal reproductive success in the song sparrow // *J. Anim. Ecol.*, 1987. Vol. 56. P. 301—313.
441. *Nolan V Jr., Ketterson E. D., Wolf L.* Long-distance homing by nonmigratory dark-eyed juncos // *Condor*, 1986. Vol. 88, N 4. P. 539—542.
442. *Nordwijk A. J., Scharloo W.* Inbreeding in an island population of the great tit // *Evolution*, 1981. Vol. 35, N 4. P. 674—688.
443. *Nyholm N. E. I.* Birth area fidelity and age at first breeding in a northern population of Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* // *Ornis Scand.*, 1986. Vol. 17. N 3. P. 249—252.
444. *Nyholm N. E. I., Myhrberg H. E.* Breeding area fidelity of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* at Ammarnäs, Swedish Lapland // *Ornis Fenn.*, 1983. Vol. 60, N 1. P. 22—27.
445. *Ollason J. C., Dunnet G. M.* Age, experience and other factors affecting the breeding success of the fulmar, *Fulmarus glacialis*, in Orkney // *J. Anim. Ecol.*, 1978. Vol. 47, N 3. P. 961—976.
446. *Olsson V.* Dispersal, migration, longevity and death causes of *Strix aluco*, *Buteo buteo*, *Ardea cinerea*, *Larus argentatus* // *Acta Vertebr.*, 1958. Vol. 1, N 2. P. 31—39.
447. *Oring L. W., Lank D. B.* Sexual selection, arrival times, philopatry and site fidelity in the polyandrous spotted sandpiper // *Behav. Ecol. and Sociobiol.*, 1982. Vol. 10, N 3. P. 185—191.
448. *Oring L. W., Lank D. B.* Breeding area fidelity, natal philopatry, and the social systems of Sandpipers // *Shorebirds: Breeding Behavior and Population* (Ed. J. Burger and B. L. Olla). Plenum. New York, 1984. P. 125—147.
449. *Österlöf S.* Migration, wintering areas, and site tenacity of the european Osprey *Pandion h. haliaetus* (L.) // *Ornis scand.*, 1977. Vol. 8, N 1. P. 61—78.
450. *Page G.* Molt of wintering least sandpipers // *Auk*, 1974. Vol. 45, N 2. P. 93—105.
451. *Papi F.* Pigeon navigation: solved problems and open questions / *Monit. zool. ital.*, 1986. Vol. 20, N 4. P. 471—517.
452. *Papi F., Mariotti G., Foa A., Fiaschi V.* Orientation of anosmatic pigeons // *J. comp. Physiol.* 1980. Vol. 135. N 3. P. 227—232.
453. *Parmelee D. F., Pietz P. J.* Philopatry, mate and nest-site fidelity in the brown-skua of Anvers Island, Antarctica // *Condor*, 1987. Vol. 89, N 4. P. 916—919.
454. *Pearson D. J.* The wintering and migration of palaearctic passerines at Kampala, Southern Uganda // *Ibis*, 1972. Vol. 114, N 1. P. 43—60.
455. *Pearson D. J.* The wintering and moult of ruffs *Philomachus pugnax* in the Kenyan rift valley // *Ibis*, 1981. Vol. 123, N 2. P. 158—182.
456. *Peeters J.* De witsterblauwborst *Cyano-sylvia svecica cyanecula* in de Demervallei (Diest-Aarschot) // *Veldornitol. tijdschr.*, 1979. Bd 2, N 3. P. 122—128.
457. *Perdeck A. C.* Two types of orientation in migrating starlings *Sturnus vulgaris* L. and chaffinches *Fringilla coelebs* L., as revealed by displacement experiments // *Ardea*, 1958. Vol. 46. N 1—2. P. 1—37.
458. *Perdeck A. C.* Orientation of starlings after displacement to Spain // *Ardea*, 1967. Vol. 55. P. 194—202.
459. *Perdeck A. C.* An experiment on the orientation of juvenile starlings during spring migration // *Ardea*, 1974. Vol. 62, N 3—4. P. 190—195.
460. *Perrins C. M.* Population fluctuations and clutch size in the Great Tit, *Parus major* // *J. Anim. Ecol.*, 1965. Vol. 34. N 3. P. 601—647.
461. *Perrins C. M.* Survival of young manx shearwaters, *Puffinus puffinus*, in relation to their presumed date of hatching // *Ibis*, 1966. Vol. 108, N 1. P. 132—135.
462. *Perrins C. M.* Age of first breeding and adult survival rates in the swift // *Bird Study*, 1971. Vol. 18, N 2. P. 61—70.
463. *Phillips J. B.* Two magnetoreception pathways in a migratory salamander // *Science*, 1986. Vol. 233, N 4765. P. 765—767.

464. *Pinowski J.* Dispersal of young tree sparrows (*Passer m. montanus* L.) // *Bull. Acad. Polon. Sci.*, 1965. N 13. P. 509—514.
465. *Porter J. M., Coulson J. C.* Long-term changes in recruitment to the breeding group, and the quality of recruits at a kittiwake rissa tridactyla colony // *J. Anim. Ecol.*, 1987. Vol. 56, N 2. P. 675—689.
466. *Post W., Browne M. M.* Length of stay and weights of inland migrating shorebirds // *Bird-Band.*, 1976. Vol. 47, N 4. P. 333—339.
467. *Prato S. R. D., Prato E. S.* Movements of whitethroats *Sylvia communis* ringed in the British Isles // *Ring and Migr.*, 1983. Vol. 4, N 4. P. 193—210.
468. *Price T.* The ecology of the Greenish Warbler *Phylloscopus trochiloides* in its winter quarters // *Ibis*, 1981. Vol. 123, N 2. P. 131—144.
469. *Rabenold K. N.* Cooperative enhancement of reproductive success in tropical wren societies // *Ecology*, 1984. Vol. 65. N 3. P. 871—885.
470. *Ralph C. J., Mewaldt L. R.* Timing of site fixation upon the wintering grounds in sparrows // *Auk*, 1975. Vol. 92, N 4. P. 698—705.
471. *Ralph C. J., Mewaldt L. R.* Homing success in wintering sparrows // *Auk*, 1976. Vol. 93, N 1. P. 1—14.
472. *Rappole J. H., Warner D. W.* Relationships between behavior, physiology and weather in avian transients at a migration stopover site // *Oecologia*, 1976. Vol. 26. P. 193—212.
473. *Raveling D. G.* Traditional use of migration and winter roost sites by Canada geese // *J. Wildlife Manag.*, 1979. Vol. 43, N 1. P. 229—235.
474. *Redmond R. L., Jenni D. A.* Natal philopatry and breeding area fidelity of long-billed curlews (*Numenius americanus*): patterns and evolutionary consequences // *Behav. Ecol. and Sociobiol.*, 1982. Vol. 10, N 4. P. 277—279.
475. *Reed A.* Migration, homing, and mortality of breeding female Eiders, *Somateria mollissima dresseri*, of the St. Lawrence estuary, Quebec // *Ornis scand.*, 1975. Vol. 6, N 1. P. 41—47.
476. *Rheinwald G., Gutscher H.* Dispersion und Ortstreue der Mehlschwalbe (*D. urbica*) // *Vogelwarte*, 1969. Vol. 90, N 4. P. 121—140.
477. *Ricklefs R. E.* Fecundity, mortality and avian demography // In: *Breed. Biology of Birds*. Washington. Nat. Acad. Sci., 1973. P. 366—447.
478. *Rienecker W.* Distribution, harvest and survival of American wigeon banded in California // *Californ. Fish. and Game*, 1976. Vol. 62, N 2. P. 141—153.
479. *Ritter M., Fuchs E.* Das Zugverhalten der Lachmöwe *Larus ridibundus* nach schweizerischen Ringfunden // *Ornithol. Beob.*, 1980. Bd 77, N 4. S. 219—229.
480. *Roberts E. P., Weigl Jr. P. D.* Habitat preference in the dark-eyed junco (*Junco hyemalis*): the role of photoperiod and dominance // *Anim. Behav.*, 1984. Vol. 32, N 3. P. 709—714.
481. *Rodda G. H.* Homeward paths of displaced juvenile alligators as determined by radiotelemetry // *Behav. Ecol. and Sociobiol.*, 1984. Vol. 14, N 1. P. 241—246.
482. *Rogge D.* Versuche zur Wiederansiedlung der Schellente durch Verfrachtung von Schellentenfamilien // *Falke*, 1984. Bd 31, N 6. S. 190—195.
483. *Ross H. A., McLaren I. A.* Lack of differential survival among young Ipswich sparrows // *Auk*, 1981. Vol. 98, N 3. P. 495—502.
484. *Ruiter C. J. S.* Waarnemingen omtrent de levenswijze van de Gekraagde Roodstaart, *Phoenicurus ph. phoenicurus* (L.) // *Ardea*, 1941. Vol. 30. P. 175—214.
485. *Safriel U. N., Harris M. P., Brooke M. L., Britton C. K.* Survival of breeding oystercatchers *Haematopus ostralegus* // *J. Anim. Ecol.*, 1984. Vol. 53, N 3. P. 867—877.
486. *Salomonsen F.* The immigration and breeding of the Fieldfare (*Turdus pilaris* L.) in Greenland // *Proc. X Intern. Ornithol. Congr. Uppsala*, 1951. P. 515—526.
487. *Sauer E. G. F.* Migration habits of Golden Plovers // *Proc. XIII Intern. Ornithol. Congr.*, 1963. P. 454—467.
488. *Savard J.-P. L.* Evidence of long-term pair bonds in barrow's goldeneye (*Bucephala islandica*) // *Auk*, 1985. Vol. 102. N 2. P. 389—391.

489. *Savard J.-P. L.* Survival and breeding philopatry in Barrows and common goldeneyes // *Condor*, 1989. Vol. 91, N 1. P. 198—203.
490. *Scebba S., Lövei G. L.* Winter recurrence, weights and wing lengths of wry-necks *Jynx torquilla* on a southern Italian island // *Ring and Migr.* 1985. Vol. 6, N 2. P. 83—86.
491. *Schäpper R.* Zum Verhalten überwinternder Bergfinken *Fringilla montifringilla* beim Nahrungserwerb in einem Buchenmastgebiet // *Ornithol. Beob.*, 1986. Bd 83, N 2. S. 147—148.
492. *Schlenker R.* Winterplatztreue beim Bergfinken (*Fringilla montifringilla*) // *Vogelwarte*, 1976. Bd 28, N 4. S. 313—314.
493. *Schmidt K.* Untersuchungen zum Vorkommen der Uferschwalbe, *Riparia riparia* (L.), im mittleren Werratal (bez. Suhl.) // *Thüring. ornithol. Mitt.*, 1982. Bd. 29. S. 73—80.
494. *Schmidt K., Hantge E.* Studien an einer farblich beringten Population des Braunkehlchens (*Saxicola rubetra*) // *J. Ornithol.*, 1954. Bd 95, S. 130—173.
495. *Schmidt-Koenig K.* Über die Entfernung als Parameter bei der Anfangsorientierung der Brieftaube // *Z. vergl. Physiol.*, 1966. Bd 52. S. 33—35.
496. *Schmidt-Koenig K.* Hypothesen und Argumente zum Navigationsvermögen der Vögel // *J. Ornithol.*, 1985. Bd 126, N 3. S. 237—252.
497. *Schmidt-Koenig K., Schlichte H. J.* Homing in pigeons with reduced vision // *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 1972. Vol. 69. P. 2446—2447.
498. *Schroeder M. A.* The fall phase of dispersal in juvenile spruce grouse // *Canad. J. Zool.*, 1986. N 1. P. 16—20.
499. *Schüz E.* Die Spät-Auflassung Ostpreussischer Jungstörche in West-Deutschland durch die Vogelwarte Rossitten. 1933 // *Vogelwarte*, 1949. Bd 15. S. 63—78.
500. *Schwartz P.* Orientation experiments with Northern Waterthrushes wintering in Venezuela // *Proc. XIII Intern. Ornithol. Congr.*, 1963. P. 481—484.
501. *Scott D. K.* Winter territoriality of Mute Swans *Cygnus olor* // *Ibis*, 1984. Vol. 126. N 2. P. 168—176.
502. *Scott J. M., Carpenter J. M.* Release of captive-reared or translocated endangered birds: What do we need to know? // *Auk*, 1987. Vol. 104, N 3. P. 544—545.
503. *Sellers R. M.* Movements of coal, marsh and willow tits in Britain // *Ring. and Migr.*, 1984. Vol. 5, N 2. P. 79—89.
504. *Semm P., Demaine C.* Neurophysiological properties of magnetic cells in the pigeon's visual system // *J. comp. Physiol.*, 1986. Vol. 159. N 5. P. 619—625.
505. *Senner S. E., Martinez E. F.* A review of western sandpiper migration in interior North America // *Southwest. Natur.*, 1982. Vol. 27, N 2. P. 149—159.
506. *Serventy D. L., Gunn B. M., Skira I. J., Bradley J. S., Wooller R. D.* Fledgling translocation and philopatry in a seabird // *Oecologia*, 1989. Vol. 81, N 3. P. 428—429.
507. *Sharpe R. S.* The origins of spring migratory staging by Sandhill Granes and White-fronted goose // *Trans. Nebr. Acad. Sci.*, 1978. Vol. 6. P. 141—144.
508. *Shields W. M.* Factors affecting nest and site fidelity in Adirondack barn swallows (*Hirundo rustica*) // *Auk*, 1984. Vol. 101, N 4. P. 780—789.
509. *Siefke A.* Fortoflanzungsreife, Geburtsgebietsansiedlung und Jugendsterblichkeit beim Sandregenfeifer in Abhängigkeit vom Geburtstermin // *Falke*, 1984. Bd 31, N 9. S. 306—315.
510. *Siegner J.* Zum Zug in Süddeutschland beringter Krickenten *Anas crecca* // *Anz. Ornithol. Ges. Bayern*, 1985. Bd 24, N 2—3. P. 161—175.
511. *Skeel M. A.* Nesting success, density, philopatry, and nest-site selection of the Whimbrel (*Numenius phaeopus*) in different habitats // *Canad. J. Zool.*, 1983. Vol. 61, N 1. P. 218—225.
512. *Smith R. L., Flake L. D.* Movements and habitats of brood-rearing wood ducks on a prairie river // *J. Wildlife Manag.*, 1985. Vol. 49, N 2. P. 437—442.
513. *Smith P. W., Houghton N. T.* Fidelity of semipalmated plovers to a migration stopover area // *J. Field Ornithol.*, 1984. Vol. 55, N 2. P. 247—249.
514. *Sniegowski P. D., Ketterson E. D., Nolan V (Jr).* Can experience alter the avian annual cycle? Results of migration experiments with indigo buntings // *Ethology*, 1988. Vol. 79, N 4. P. 333—341.

515. *Soikkeli M.* Dispersal of Dunlin, *Calidris alpina*, in relation to sites of birth and breeding // *Ornis Fenn.*, 1970. Vol. 47, N 1. P. 1—9.
516. *Sokolov L. V.* Non-equivalent role of early and late hatches in maintaining population of the Chaffinch (*Fringilla coelebs*) on the Courish spit // *Ornithol. Studies in the USSR*, 1982. Vol. 1. P. 169—183.
517. *Sokolov L. V., Vysotsky V. G.* The accuracy of the spring migratory navigation in the adult and subadult Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) and Chaffinches (*Fringilla coelebs*) at the Courish spit of the Baltic sea // *Baltic Birds V.* Riga, 1990. Vol. 2. P. 163—167.
518. *Solonen T.* Population dynamics of the Garden Warbler, *Sylvia borin*, in southern Finland // *Ornis Fenn.*, 1979. Vol. 56, N 1. P. 3—12.
519. *Spaans A. L.* Are Starlings faithful to their individual winter quarters? // *Ardea*, 1977. Vol. 65, N 1—2. P. 83—88.
520. *Spaans A. K., Wit A. A. N.* Plaatstrouw van Kleine Mantelmeeuwen *Larus fuscus* aan broedkolonie // *Limosa*, 1986. Vol. 59, N 1. P. 38—40.
521. *Staaß R.* Blahakesträcket och ringmarkningen, Sverige 1977 // *Fauna och flora*, 1978. Vol. 73, N 2. P. 89—93.
522. *Staaß R.* Dispersal of Caspian Terns *Sterna caspia* in the Baltic // *Ornis Fenn.*, 1979. Vol. 56, N 1. P. 13—17.
523. *Stewart A. M., Craig J. L.* Movements, status, access to nectar, and spatial organisation of the tui // *N. Z. J. Zool.*, 1985. Vol. 12, N 4. P. 649—656.
524. *Stewart P. A., Connor H. A.* Fixation of wintering Palm Warblers to a specific site // *J. Field Ornithol.*, 1980. Vol. 51, N 4. P. 365—367.
525. *Stjernberg T.* Breeding biology and population dynamics of the scarlet rosefinch *Carpodacus erythrinus* // *Acta zool. fenn.*, 1979. N 157. 88 p.
526. *Strijbosch H., Rooy Th. J. C., Voesenek L. A. C. J.* Homing behaviour of *Lacerta agilis* and *Lacerta vivipara* (Sauria, Lacertidae) // *Amphibia-Reptilia*, 1983. Vol. 4, N 1. P. 43—47.
527. *Studer-Thiersch A.* Das Zugverhalten schweizerischer Stare (*Sturnus vulgaris*) nach Ringfunden // *Ornithol. Beobacht.*, 1969. Bd 66, N 4. S. 105—144.
528. *Summers-Smith D.* Nest-site selection, pair formation and territory in the house sparrow *Passer domesticus* // *Ibis*, 1958. Vol. 100, N 2. P. 190—203.
529. *Surrendi D.* The mortality, behavior, and homing of transplanted juvenile Canada geese // *J. Wildlife Manag.*, 1970. Vol. 34, N 4. P. 719—733.
530. *Sutherland W. J.* The heritability of migration // *Nature*, 1988. Vol. 334, N 6182. P. 471—472.
531. *Talent L. G., Krapu G. L., Jarvis R. L.* Habitat use by mallard broods in South Central North Dakota // *J. Wildlife Manag.*, 1982. Vol. 46, N 3. P. 629—635.
532. *Taylor W. K., Crawford R. L., Kershner M., Gravel S.* House wren migration compared with other wrens: an emphasis on Florida // *J. Field Ornithol.*, 1983. Vol. 54, N 1. P. 17—28.
533. *Taylor M. A., Guthery F. S.* Dispersal of a lesser prairie chicken (*Tympanichus pallidicinctus*) // *Southwest. Natur.*, 1980. Vol. 25, N 1. P. 124—125.
534. *Theiß N., Franz D.* Untersuchungen zur Rückkehrquote einer farbberingten Population des Blaukehlchens *Luscinia svecica cyaneola* // *Anz. Ornithol. Ges. Bayern.*, 1986. Bd 25, N 1. S. 11—17.
535. *Thorpe W. H.* The learning abilities of birds // *Ibis*, 1951. Vol. 93. P. 1—52.
536. *Thurber W. A.* Range expansion of the House Sparrow through Guatemala and Salvador // *Amer. Birds*, 1986. Vol. 40, N 2. P. 341—350.
537. *Tiainen J.* Population ecology of the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* in southern Finland. Helsinki, 1983. 123 p.
538. *Trettau W.* Planberingung des Trauerfliegenschnäppers (*Muscicapa hypoleuca*) in Hessen // *Vogelwarte*, 1952. Bd 16. S. 89—95.
539. *Trivelpiece W. Z., Geupel G., Kjelson J., Trivelpiece S. G., Volkman N. J.* Population studies of Adélie, gentoo, and chinstrap penguins // *Antarct. J. U. S.*, 1985. Vol. 19, N 5. P. 168—169.
540. *Troy D. M.* Recaptures of redpolls: movements of an irruptive species // *J. Field Ornithol.*, 1983. Vol. 54, N 2. P. 146—151.

541. *Tyne J.* Winter returns of Indigo Buntings in Guatemala // *Bird-Band.*, 1932. Vol. 3, P. 110—117.
542. *Ueda K.* Polygamous social system of the fantailed warbler *Cisticola juncidis* // *Ethology*, 1986. Vol. 73, N 1. P. 43—55.
543. *Ullrich B.* Zur Populationsdynamik des Steinkauzes (*Athene noctua*) // *Vogelwarte*, 1980. Bd 30, N 3. S. 179—198.
544. *Ullrich B.* Beringungsergebnisse aus einer Brut-Population des Rotkopfwürgers (*Lanius senator*) im Mittleren Albvorland Kreis Göppingen und Esslingen // *Ornithol. Jahresh. Baden—Wurttemberg*, 1987. Bd 3. S. 107—112.
545. *Välikangas L.* Finnische Zugvögel aus englischen Vogelein // *Vogelzug*, 1933. Bd 4. N 4. S. 75—85.
546. *Village A.* Turnover, age sex ratios of kestrels (*Falco tinnunculus*) in south Scotland // *J. Zool.*, 1985. Vol. 206, N 2. p. 175—189.
547. *Walcott C., Green R. P.* Orientation of homing pigeon altered by a change of the direction of an applied magnetic field // *Science*, 1974. Vol. 184, N 4133. P. 180—182.
548. *Wallraff H. G.* Über die Flugrichtungen verfrachteter Brieftauben in Abhängigkeit vom Heimatort und vom Ort der Freilassung // *Z. Tierpsychol.*, 1970. Bd 27, N 3. S. 303—351.
549. *Wallraff H. G.* Olfaction and homing in pigeons // *Naturwissenschaften*, 1979. Vol. 66, N 5. P. 269—270.
550. *Wallraff H. G.* Olfaction and homing in pigeons: nerve-section experiments, critique, hypotheses // *J. comp. Physiol.*, 1980. Vol. 139. P. 209—224.
551. *Wallraff H. G.* Relevance of atmospheric odours and geomagnetic field to pigeon navigation: what is the "map" basis? // *Comp. Biochem. Physiol.*, 1983. Vol. 76, N 4. P. 643—663.
552. *Wassmann R.* Zur Biologie der Sperbergrasmücke (*Sylvia nisoria*) // *Vogelwarte*, 1986. Bd 9, N 8. S. 270—272.
553. *Watanabe M., Maryama N.* Wintering ecology of White Wagtail (*Motacilla alba*) ludens in the middle stream of Tama River // *Misc. Rept. Yamashina Inst. Ornithol.*, 1977. Vol. 9, N 1. P. 20—43.
554. *Watanuki Y.* Size selective hunting by slaty-backed gulls *Larus schistisagus* and influence on fledging success of black-tailed gulls *L. crassirostris* // *Misc. Rept. Yamashina Inst. Ornithol.*, 1982. Vol. 14, N 1. P. 25—34.
555. *Weise C. M., Meyer J. R.* Juvenile dispersal and development of site-fidelity in the black-capped chickadee // *Auk*, 1979. Vol. 96, N 1. P. 40—55.
556. *Weithauer E.* Lebensdauer, Partnertreue, Ortstreue sowie Fernfunde beringter Mauersegler, *Apus apus* // *Ornithol. Beob.*, 1975. Bd 72, N 3. S. 87—100.
557. *Wilbur H.* The breeding biology of Leach's Petrel, *Oceanodroma leucorhoa* // *Auk*, 1969. Vol. 86, N 3. P. 433—442.
558. *Wilson J. R.* The migration of High Arctic shorebirds through Iceland // *Bird Study*, 1981. Vol. 28, N 1. P. 21—32.
559. *Wiltschko W.* Compasses used by birds // *Comp. Biochem. Physiol.*, 1983. Vol. 76A. N 4. P. 709—711.
560. *Wiltschko W. and Wiltschko R.* A theoretical model for migratory orientation and homing in birds // *Oikos*, 1978. Vol. 30. P. 177—187.
561. *Wiltschko R. and Wiltschko W.* Pigeon homing: change in navigational strategy during ontogeny // *Anim. Behav.*, 1985. Vol. 33. P. 583—590.
562. *Wiltschko R., Wiltschko W.* Pigeon homing: can release site biases be explained by a "preferred compass direction"? // *Monit. zool. ital.*, 1985. Vol. 19, N 4. P. 197—206.
563. *Wiltschko W. and Wiltschko R.* Cognitive maps and navigation in homing pigeons // *Cognitive Proc. and Spat. Orient. in Animal and Man* (Ed. Ellen P. & Thinus-Blanc C.). Dordrecht, 1987. P. 201—216.
564. *Wiltschko R., Wiltschko W.* Pigeon homing. Olfactory experiments with inexperienced birds // *Naturwissenschaften*, 1987. Vol. 74, N 2. P. 94—96.
565. *Wiltschko R. & Wiltschko W.* Zur Entwicklung der Sonnenkompassorientierung bei jungen Brieftauben // *J. Ornithol.*, 1990. Vol. 131, N 1. P. 1—19.

566. *Wiltschko W., Wiltschko R., Grüter M. and Kowalski U.* Pigeon homing: early experience determines what factors are used for navigation // *Naturwissenschaften*, 1987. Bd 74. S. 196.
567. *Wiltschko W., Wiltschko R., Walcott Ch.* Pigeon homing: different effects of olfactory deprivation in different countries // *Behav. Ecol. and Sociobiol.*, 1987. Vol. 21, N 5. P. 333—342.
568. *Wink M., Wink C., Scharlau W., Ristow D.* Ortstreue und genfluß bei Inselvogelarten: Eleonorenfalke (*Falco eleonora*) und Gelbschnabelsturmtaucher (*Calonectris diomedea*) // *J. Ornithol.*, 1987. Bd 128, N 4. S. 485—488.
569. *Winkel W.* Über Verfrachtungen von Kohl und Blaumeisen (*Parus major* und *P. caeruleus*) außerhalb der Brutzeit im nordwestdeutschen Küstenraum // *Vogelwarte*, 1974. Bd 27, N 4. S. 264—278.
570. *Winkel W.* Zum Ortstreue-Verhalten des Trauerschnäpeers (*Ficedula hypoleuca*) im westlichen Randbereich seines mitteleuropäischen Verbreitungsgebietes // *J. Ornithol.*, 1982. Bd 123, N 2. S. 155—175.
571. *Wojtusik R. J., Ferens B.* Homing experiments on birds. Part X. The influence of a total eclipse of the sun on orientation and speed of return in carrier pigeons (*Columba livia* L.) // *Folia biol.*, 1977. Vol. 25, N 1. P. 27—39.
572. *Wojtusik R. J., Majlert Z., Franckiewicz H., Harmata W.* Homing experiments on birds. Part XV. The influence of radio waves on the homing of swallows (*Hirundo rustica* L.) // *Folia biol.*, 1980. Vol. 28, N 2. P. 127—144.
573. *Wolf M. E.* Jungvogel- und Mauserstrich bei der Mönchsgrasmücke (*Sylvia atricapilla*) und deren biologische Bedeutung // *Dissertation. Universität Wien*, 1987.
574. *Wood A. G.* Diurnal and nocturnal territoriality in the Grey Plover at teesmouth as revealed by radio telemetry // *J. Field Ornithol.*, 1986. Vol. 57, N 3. P. 213—221.
575. *Wright S.* Isolation by distance // *Genetics*, 1943. Vol. 28. P. 114—138.
576. *Wyckoff A. M.* Site fidelity in *Calcarius ornatus* // *Proc. N. D. Acad. Sci.*, 1986. Vol. 40. P. 72.
577. *Wynne-Edwards V. C.* Animal dispersion in relation to social behavior. Edinburgh. London, 1962. 653 p.
578. *Ylimaunu J., Ylimaunu O., Ylpekkala J.* Miksi nokkavarpusen ja pähkinähäkin levinneisyysalue on laajentunut? // *Lintumies*, 1986. Vol. 21, N 2. P. 98—99.
579. *Yocom C. F., Bogiatto R. J., Eshelman J. C.* Migration of American coots wintering in northwestern California // *Calif. Fish and Game*, 1978. Vol. 64, N 4. P. 302—305.
580. *Yunick R. P.* Winter site fidelity of some northern finches (Fringillidae) // *J. Field Ornithol.*, 1983. Vol. 54. N 3. P. 254—258.
581. *Zahavi A.* The social behavior of the White Wagtail (*Motacilla alba* a.) wintering in Israel // *Ibis*, 1971. Vol. 113, N 2. P. 203—211.
582. *Zang H., Kunze P.* Zum Ansiedlungsverhalten des Rauhfußkauzes (*Aegolius funereus*) in einem suboptimalen Habitat des Harzes // *Vogelwelt*, 1985. Bd 106. N 6. S. 264—267.
583. *Zimmerman D. R.* Endangered bird species: habitat manipulation methods // *Science*, 1976. Vol. 192, N 4242. P. 876—878.

Дополнительная литература

584. *Вильбасте Э., Лейвигтс А., Вильбасте Х.* Натальная дисперсия большой синицы в юго-западной Эстонии // Тез. докл. 12-й Прибалт. орнитол. конф. — Вильнюс, 1988. С. 40—42.
585. *Высоцкий В. Г., Валькюнас Г. А.* Структура популяции у мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) и большой синицы (*Parus major*) по данным зараженности паразитами крови // *Русский орнитол. журн.*, 1992. № 1. С.
586. *Рябицев В. К.* Территориальные отношения и динамика населения птиц в Субарктике: Автореф. дис. докт. биол. наук. — Свердловск, 1990. 32 с.

587. *Соколов Л. В.* Динамика численности и филопатрии гнездовых популяций у девяти перелетных видов на Куршской косе на протяжении 30 лет // Эколого-популяционные исследования птиц.— Л., 1981. С. 174—194. (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 231).
588. *Majewski P. Beszterda P.* Influence of nesting success on female homing in the mallard // *J. Wildlife Manag.*, 1990. Vol. 54, N 3. P. 459—462.
589. *Randi E., Spina F., Massa B.* Genetic variability in Cory's Shearwater (*Calonectris diomedea*) // *Auk*, 1989. Vol. 106. N 3. P. 411—417.
590. *Verner J.* Survival and dispersal of male Long-Billed Marsh Wrens // *Bird-Band.*, 1971. Vol. 42, N 2. P. 92—98.

УКАЗАТЕЛЬ НАЗВАНИЙ ПТИЦ

- Acanthis flammea* — Обыкновенная чечетка
Accipiter gentilis — Тетеревятник
Accipiter nisus — Перепелятник
Accipiter striatus — Полосатый ястреб
Acrocephalus arundinaceus — Дроздовидная камышевка
Acrocephalus palustris — Болотная камышевка
Acrocephalus schoenobaenus — Барсучок
Acrocephalus scirpaceus — Тростниковая камышевка
Actitis hypoleucos — Перевозчик
Actitis macularia — Пятнистый перевозчик
Aegithalos caudatus — Опполовник
Aegolius funereus — Мохноногий сыч
Aeronautes saxatilis — Белогорлый стриж
Agelaius phoeniceus — Краснокрылый трупиял
Aix sponsa — Каролинская утка
Alauda arvensis — Полевой жаворонок
Alcedo atthis — Обыкновенный зимородок
Alcidae — Чистиковые
Anas acuta — Шилохвость
Anas americana — Американская свиязь
Anas clypeata — Широконоска
Anas crecca — Чирок-свистунок
Anas penelope — Свиязь
Anas platyrhynchos — Кряква
Anas querquedula — Чирок-трескунок
Anas strepera — Серая утка
Anous stolidus — Глупая крачка
Anseriformes — Плстинчатоклювые
Anser albifrons — Белолобый гусь
Anser anser — Серый гусь
Anthus pratensis — Луговой конек
Anthus trivialis — Лесной конек
Aphelocoma coerulescens — Хохлатая сойка
Aptenodytes forsteri — Императорский пингвин
Apodiformes — Длиннокрылые
Arus arus — Черный стриж
Arus melba — Белобрюхий стриж
Ardea cinerea — Серая цапля
Arenaria interpres — Камнешарка
Athene noctua — Домовой сыч
Aythya ferina — Красноголовый нырок
Aythya fuligula — Хохлатая чернеть
Bartramia longicauda — Длиннохвостый песочник
Bonasa umbellus — Воротничковый рябчик
Branta canadensis — Канадская казарка
Bucephala albeola — Малый гоголь
Bucephala clangula — Обыкновенный гоголь
Bucephala islandica — Исландский гоголь
Buteo buteo — Канюк
Buteo lagopus — Зимняк
Calcarius lapponicus — Подорожник
Calidris alpina — Чернозобик
Calidris canutus — Исландский песочник
Calidris maritima — Морской песочник
Calidris mauri — Перепончатопалый песочник

Calidris minutilla — Крошечный песочник
Calidris ptilocnemis — Берингийский песочник
Calidris pusillus — Малый песочник
Calidris temminckii — Белохвостый песочник
Calliope pectoralis — Черногрудая красношейка
Calonectris diomedea — Желтоклювый альбатрос
Campylorhynchus nuchalis — Тропический крапивник
Canachites canadensis — Канадская дикуша
Carduelis caniceps — Седоголовый щегол
Carduelis carduelis — Обыкновенный щегол
Carduelis pinus — Сосновый чиж
Carpodacus cassinii — Чечевица кассини
Carpodacus erythrinus — Обыкновенная чечевица
Carpodacus purpureus — Пурпурный чечевичник
Carpodacus rhodochlamys — Арчевая чечевица
Catharacta lonnbergi — Бурый поморник
Catoptrophorus semipalmatus — Перепончатопалый улит
Centrocercus urophasianus — Полынный тетерев
Charadriiformes — Ржанкообразные
Charadriidae — Кулики
Charadrius alexandrinus — Морской зуек
Charadrius dubius — Малый зуек
Charadrius hiaticula — Галстучник
Charadrius melodus — Крикливый зуек
Charadrius semipalmatus — Перепончатопалый галстучник
Charadrius vociferus — Двугалстучный зуек
Chen caerulescens — Белый гусь
Ciconiiformes — Голенастые
Ciconia ciconia — Белый аист
Cinclus cinclus — Обыкновенная оляпка
Cisticola juncidis — Славка-портниха
Clangula hyemalis — Морянка
Coccothraustes vespertinus — Вечерний дубонос
Columbiformes — Голубеобразные
Columba livia — Сизый голубь
Coraciiformes — Ракши

Corvus corax — Ворон
Corvus cornix — Серая ворона
Corvus frugilegus — Грач
Crex crex — Коростель
Cuculus canorus — Обыкновенная кукушка
Cyanocitta cristata — Голубая сойка
Cygnus cygnus — Лебедь-кликун
Cygnus olor — Лебедь-шипун

Delichon urbica — Городская ласточка
Dendragapus obscurus — Дымчатый тетерев
Dendroica kirtlandi — Древесница Киртланда
Dendroica magnolia — Магнолиевая древесница
Dendroica palmarum — Пальмовая древесница
Dendroica virens — Зеленая древесница
Diomedea immutabilis — Темноспинный альбатрос
Dolichonyx oryzivorus — Рисовый трупнал
Dumetella carolinensis — Американский пересмешник

Emberiza aureola — Дубровник
Emberiza hortulana — Садовая овсянка
Emberiza pusilla — Овсянка-крошка
Emberiza schoeniclus — Камышовая овсянка
Emberiza yessoensis — Рыжешейная овсянка
Empidonax difficilis — Западный желтобрюхий тиранн
Empidonax minimus — Малый тиранн
Eremophila alpestris — Рюм
Erithacus rubecula — Обыкновенная зарянка

Falconiformes — Хищные
Falco columbarius — Дербник
Falco eleonora — Сокол элеоноры
Falco peregrinus — Сапсан
Falco sparverius — Американская пустельга
Falco subbuteo — Чеглок
Falco tinnunculus — Обыкновенная пустельга
Ficedula albicollis — Мухоловка-белошейка

- Ficedula hypoleuca* — Мухоловка-пеструшка
Fratercula arctica — Тупик
Fringilla coelebs — Зяблик
Fringilla montifringilla — Юрок
Fulica atra — Лысуха
Fulica americana — Американская лысуха
Fulmaris glacialis — Глупыш
- Garrulus glandarius* — Сойка
Gruiformes — Журавлеобразные
Grus canadensis — Канадский журавль
- Haematopus ostralegus* — Кулик-сорока
Haliaeetus albicilla — Орлан-белохвост
Haliaeetus leucoryphus — Орлан-долгохвост
Hippolais icterina — Зеленая пересмешка
Hirundo daurica — Рыжепоясничная ласточка
Hirundo rustica — Деревенская ласточка
Hydroprogne caspia — Чеграва
Hylocichla mustelina — Американский дрозд
- Icterus galbula* — Балтиморская иволга
Iridoprocne bicolor — Древесная ласточка
- Jynx torquilla* — Вертишейка
Junco hyemalis — Серый юнко
- Lagopus leucurus* — Белохвостая куропатка
Lagopus scoticus — Шотландская куропатка
Lanius ludovicianus — Большеголовый сорокопут
Lanius collurio — Обыкновенный жулан
Lanius senator — Красноголовый сорокопут
Laridae — Чайки
Larus argentatus — Серебристая чайка
Larus canus — Сизая чайка
Larus crassirostris — Чернохвостая чайка
- Larus delawarensis* — Делавэрская чайка
Larus fuscus — Клуша
Larus marinus — Большая морская чайка
Larus ridibundus — Обыкновенная чайка
Larus schistisagus — Тихоокеанская чайка
Leucosticte nemoricola — Гималайский выюрок
Limosa limosa — Большой веретенник
Luscinia svecica — Варакушка
Luscinia megarhynchos — Южный соловей
Lyrurus tetrix — Обыкновенный тетерев
Luscinia luscinia — Обыкновенный соловей
- Meleagris gallopavo* — Дикая индейка
Melospiza melodia — Певчий воробей
Mergus serrator — Длинноносый крохаль
Merops apiaster — Золотистая щурка
Milvus migrans — Черный коршун
Milvus milvus — Красный коршун
Mniotilta varia — Пегая древесная славка
Molothrus ater — Воловья птица
Motacilla alba — Белая трясогузка
Motacilla cinerea — Горная трясогузка
Motacilla flava — Желтая трясогузка
Motacilla personata — Маскированная трясогузка
Mycerobas carnipes — Арчевый дубонос
- Nucifraga caryocatactes* — Кедровка
Numenius americanus — Американский кроншнеп
Numenius arquata — Большой кроншнеп
Numenius phaeopus — Средний кроншнеп
Nycticorax nycticorax — Кваква
- Oceanodroma leucorhoa* — Северная качурка
Oenanthe isabellina — Каменка-плясунья
Oenanthe leucomela — Каменка-пешанка

Oenanthe oenanthe — Обыкновенная каменка

Oenanthe picata — Черная каменка

Pagodroma nivea — Снежный буревестник

Pandion haliaetus — Скопа

Parus ater — Московка

Parus atricapillus — Американская гаичка

Parus caeruleus — Лазоревка

Parus cristatus — Хохлатая синица

Parus major — Большая синица

Parus montanus — Пухляк

Parus palustris — Болотная гаичка

Passer domesticus — Домовый воробей

Passer montanus — Полевой воробей

Passeriformes — Воробьиные

Passerculus sandwichensis — Саванная овсянка

Passerina ciris — Расписная овсянка

Passerina cyanea — Индиговая овсянка

Pelagodroma marina — Белолицая качурка

Pelecaniformes — Веслоногие

Petrochelidon pyrrhonota — Скалистая ласточка

Phalacrocorax carbo — Большой баклан

Phalaropus lobatus — Круглоносый плавунчик

Phasianus colchicus — Обыкновенный фазан

Philomachus pugnax — Турухтан

Phoenicopterus ruber — Фламинго

Phoenicurus coeruleocephalus — Седоголовая горихвостка

Phoenicurus erythronotus — Красноспинная горихвостка

Phoenicurus ochruros — Горихвостка-чернушка

Phoenicurus phoenicurus — Обыкновенная горихвостка

Phylloscopus borealis — Пеночка-таловка

Phylloscopus collybita — Теньковка

Phylloscopus inornatus — Зарничка

Phylloscopus sibilatrix — Трещотка

Phylloscopus trochiloides — Зеленая пеночка

Phylloscopus trochilus — Весничка

Pica pica — Обыкновенная сорока

Piciformes — Дятлы

Pluvialis apricaria — Золотистая ржанка

Pluvialis dominica — Бурокрылая ржанка

Pluvialis squatarola — Тулес

Podicipediformes — Поганки

Podiceps auritus — Красношейная поганка

Podiceps ruficollis — Малая поганка

Podoces panderi — Саксаульная сойка

Procellariiformes — Трубконосые

Progne subis — Пурпурная ласточка

Prothemadera novaeseelandiae — Медосос туи

Prunella atrogularis — Черногорлая завирушка

Prunella modularis — Лесная завирушка

Prunella montanella — Горная завирушка

Prunella tulvescens — Бледная завирушка

Puffinus therminieri — Буревестник Лерминьера

Puffinus puffinus — Обыкновенный буревестник

Puffinus tenuirostris — Тонкоклювый буревестник

Pygoscelis adeliae — Пингвин Адели

Pyrrhocorax pyrrhocorax — Клушица

Pyrrhula pyrrhula — Обыкновенный снегирь

Recurvirostra avosetta — Шилоклювка

Regulus regulus — Желтоголовый королек

Remiz pendulinus — Обыкновенный ремез

Riparia riparia — Береговая ласточка

Rissa tridactyla — Моевка

Saxicola rubetra — Луговой чекан

Saxicola torquata — Черноголовый чекан

Scolopax rusticola — Вальдшнеп

Seiurus aurocapillus — Овечья птица

Seiurus noveboracensis — Речной певун

Selasphorus platycercus — Широкохвостый колибри

Serinus pusillus — Красношапочный вьюрок

Sitta europaea — Обыкновенный поползень
Somateria mollissima — Обыкновенная гага
Sphenisciformes — Пингвины
Spinus spinus — Чиж
Spizella pusilla — Овсянка-крошка
Sterna fuscata — Темная крачка
Sterna hirundo — Речная крачка
Sterna paradisaea — Полярная крачка
Stercorarius parasiticus — Короткохвостый поморник
Sturnus vulgaris — Обыкновенный скворец
Sula bassana — Северная олуша
Sylvia atricapilla — Черноголовая славка
Sylvia borin — Садовая славка
Sylvia communis — Серая славка
Sylvia curruca — Славка-завирушка
Sylvia melanocephala — Средиземноморская славка
Sylvia nisoria — Ястребиная славка
Sylvia unidata — Провансальская славка

Tetrao urogallus — Обыкновенный глухарь
Toxostoma rufum — Пересмешник

Tringa glareola — Фифи
Tringa totanus — Травник
Troglodytes aedon — Домовой крапивник
Troglodytes troglodytes — Крапивник
Turdus iliacus — Белобровик
Turdus merula — Черный дрозд
Turdus philomelos — Певчий дрозд
Turdus pilaris — Рябинник
Tympanichus pallidicinctus — Малый степной тетерев
Tyto alba — Сипуха

Uria aalge — Тонкоклювая кайра

Vanellus vanellus — Чибис
Vireo solitarius — Виреон

Zonotrichia albicollis — Белошейная зонотрихия
Zonotrichia atricapilla — Черноголовая зонотрихия
Zonotrichia capensis — Рыжешейная зонотрихия
Zonotrichia leucophrys — Беловенечная зонотрихия

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. Верность птиц родине	5
1.1. Терминология	5
1.2. Методы изучения филопатрии птиц	6
1.3. Величина филопатрии в разных группах птиц	15
1.4. Популяционные различия в величине филопатрии	21
1.5. Верность территории у самцов и самок	26
1.6. Возвращаемость птиц на родину в зависимости от даты их рождения	31
1.7. Ежегодные изменения показателя филопатрии	35
1.8. Роль филопатрии в регуляции численности популяции	39
1.9. Влияние плотности популяции на величину филопатрии	44
1.10. Величина филопатрии и проблема локальных популяций у перелетных птиц	47
1.11. Наследуется ли у перелетных птиц склонность к филопатрии?	51
Глава 2. Верность птиц гнездовой территории	56
2.1. Степень привязанности птиц к месту прежнего гнездования	56
2.2. Виды, которым не свойственно постоянство мест гнездования	62
2.3. Постоянство мест гнездования у неперелетных птиц	63
2.4. Факторы, влияющие на верность птиц гнездовой территории	66
2.4.1. Репродуктивная успешность	66
2.4.2. Стабильность местообитания	69
2.4.3. Возраст и опыт птиц	70
2.5. Верность территории и постоянство пар	72
2.6. Почему перелетные птицы верны территории?	73
2.7. Происхождение филопатрии у перелетных птиц	76
Глава 3. Постоянство мест зимовки, линьки и миграционных остановок	79
3.1. Верность перелетных птиц месту зимовки	79
3.2. Непостоянство мест зимовки у некоторых видов	83
3.3. Что влияет на верность птиц зимовке?	85
3.4. Территориальное поведение птиц на зимовке	86
3.5. Верность птиц местам линьки	88
3.6. Постоянство миграционных путей и остановок птиц на пролете	89
Глава 4. Дисперсия, эмиграция и иммиграция птиц	94
4.1. Терминология	94
4.2. Послегнездовая дисперсия перелетных птиц	95
4.2.1. Кочевки птиц в районе рождения	95
4.2.2. Дальность послегнездовой дисперсии	99
4.2.3. Направленность послегнездовой дисперсии	104
4.3. Предгнездовая и гнездовая дисперсия перелетных птиц	108
4.4. Ювенильная и предгнездовая дисперсия у оседлых птиц	117
4.5. Причины дисперсии и эмиграции птиц	125
4.5.1. Эндогенные причины	125
4.5.1.1. Избегание инбридинга	126
4.5.1.2. Экспансия вида	128

4.5.1.3. Обмен генетической информацией	130
4.5.2. Экзогенные причины	131
4.5.2.1. Причины послегнездовых кочевок птиц	131
4.5.2.2. Спейсинг	135
4.5.3. Случайные причины	137
4.6. Соотношение местных птиц и иммигрантов в гнездовых популяциях у некоторых перелетных видов	137
Глава 5. Формирование территориальных связей у птиц	144
5.1. Врожденно ли знание родины у птиц?	144
5.2. Сроки формирования связи с районом будущего гнездования у перелетных птиц	149
5.3. Формирование связи с территорией будущего гнездования у неперелетных птиц	158
5.4. Время образования связи с зимовкой у перелетных птиц	159
5.5. Как долго сохраняют птицы верность территории?	160
5.6. Возможный механизм образования территориальных связей у птиц	161
5.7. Какую информацию о территории запечатлевают птицы?	163
Глава 6. Хоминговые и навигационные способности птиц	170
6.1. Гнездовой хоминг перелетных птиц	170
6.2. Способность к гнездовому хомингу у оседлых птиц	179
6.2.1. Хоминговые способности диких птиц	180
6.2.2. Хоминговые способности почтовых голубей	180
6.3. Зимний хоминг птиц	185
6.4. Ориентация и навигация птиц во время миграции	187
Заключение	197
Литература	200
Указатель названий птиц	225

CONTENTS

Introduction	3
Chapter 1. Philopatry of birds	5
1.1. Terminology	5
1.2. Methods of investigation of philopatry	6
1.3. Species of philopatry difference	15
1.4. Populations of philopatry difference	21
1.5. Sexual of philopatry difference	26
1.6. Philopatry in relation to date of hatching of the birds	31
1.7. Annual fluctuation of philopatry	35
1.8. Role of philopatry in population numbers regulation	39
1.9. Density population influence to philopatry	44
1.10. Philopatry and problem of the local populations	47
1.11. Is inclination to philopatry in migratory birds inherited?	51
Chapter 2. Breeding area fidelity of birds	56
2.1. Site fidelity variation in different species	56
2.2. Species that do not express site fidelity	62
2.3. Site fidelity in nonmigratory birds	63
2.4. Factors affecting site tenacity in birds	66
2.4.1. Reproductive success	66
2.4.2. Site stability	69
2.4.3. Age and experience of birds	70
2.5. Site and mate fidelity	72
2.6. Why do birds return to "home"?	73
2.7. The origin of philopatry in migratory birds	76
Chapter 3. Winter philopatry and fidelity to the moult place and a migration stopover area	79
3.1. Winter philopatry in birds	79
3.2. Winter nomadism and site tenacity in some migratory species	83
3.3. What do affect the winter philopatry?	85
3.4. Territorial behaviour of birds upon the wintering grounds	86
3.5. The moult place fidelity	88
3.6. The fidelity to a migratory routes and stopover area	89
Chapter 4. Dispersal, immigration and emigration in birds	94
4.1. Terminology	94
4.2. Postbreeding dispersal of migratory birds	95
4.2.1. Postfledging movements at the birthplace	95
4.2.2. Distances of postbreeding dispersal	99
4.2.3. Directions of postbreeding dispersal	104
4.3. Natal and breeding dispersal in migratory birds	108
4.4. Postbreeding and natal dispersal in nonmigratory birds	117
4.5. Causes of dispersal and emigration in birds	125
4.5.1. Endogenous causes	125
4.5.1.1. The avoidance of inbreeding	126
4.5.1.2. Species expansion	128
4.5.1.3. Gene flow between populations	130
4.5.2. Exogenous causes	131
4.5.2.1. Causes of postbreeding movements	131
4.5.2.2. Spacing	135
4.5.3. Casual causes	137
4.6. The structure of breeding populations in some migratory birds	137
Chapter 5. Site fixation in birds	144
5.1. Is the knowledge about native land innated?	144

5.2. Timing of the future breeding place imprinting in migratory birds	149
5.3. Timing of site fixation in nonmigratory birds	158
5.4. Timing of site fixation upon the wintering grounds in migratory birds	159
5.5. How long is faithfulness of birds to breeding place kept?	160
5.6. A possible mechanism of territory imprinting	161
5.7. What is the information about territory imprinted by birds	163
Chapter 6. Homing and navigation ability of birds	170
6.1. Breeding homing in migratory birds	170
6.2. Breeding homing in nonmigratory birds	179
6.2.1. Homing in wild birds	180
6.2.2. Pigeon homing	180
6.3. Winter homing in birds	185
6.4. Migratory orientation and navigation in birds	187
Conclusion	197
References	200
Index of bird species	225

СОКОЛОВ Леонид Викторович
ФИЛОПАТРИЯ И ДИСПЕРСИЯ ПТИЦ
Труды Зоологического института АН СССР
Том 230

Утверждено к печати
 редакционно-издательским советом
 Зоологического института АН СССР
 План 1991 г.

Редактор *Т. А. Асанович*
 Художник *Д. А. Грозный*
 Технический редактор *И. Н. Исаков*

Сдано в набор 13.03.91. Подписано к печати 18.10.91. Формат 60×90¹/₁₆. Печать офсетная. Гарнитура литературная. Бумага тип. Печ. л. 14.5. Уч.-изд. л. 15.0. Тираж 600 экз. Заказ № 581. Цена 9 р.

Зоологический институт АН СССР, 199034, Ленинград. Университетская наб., 1
 ПО-3 Ленуприздата, 191104, Ленинград, Литейный пр., 55